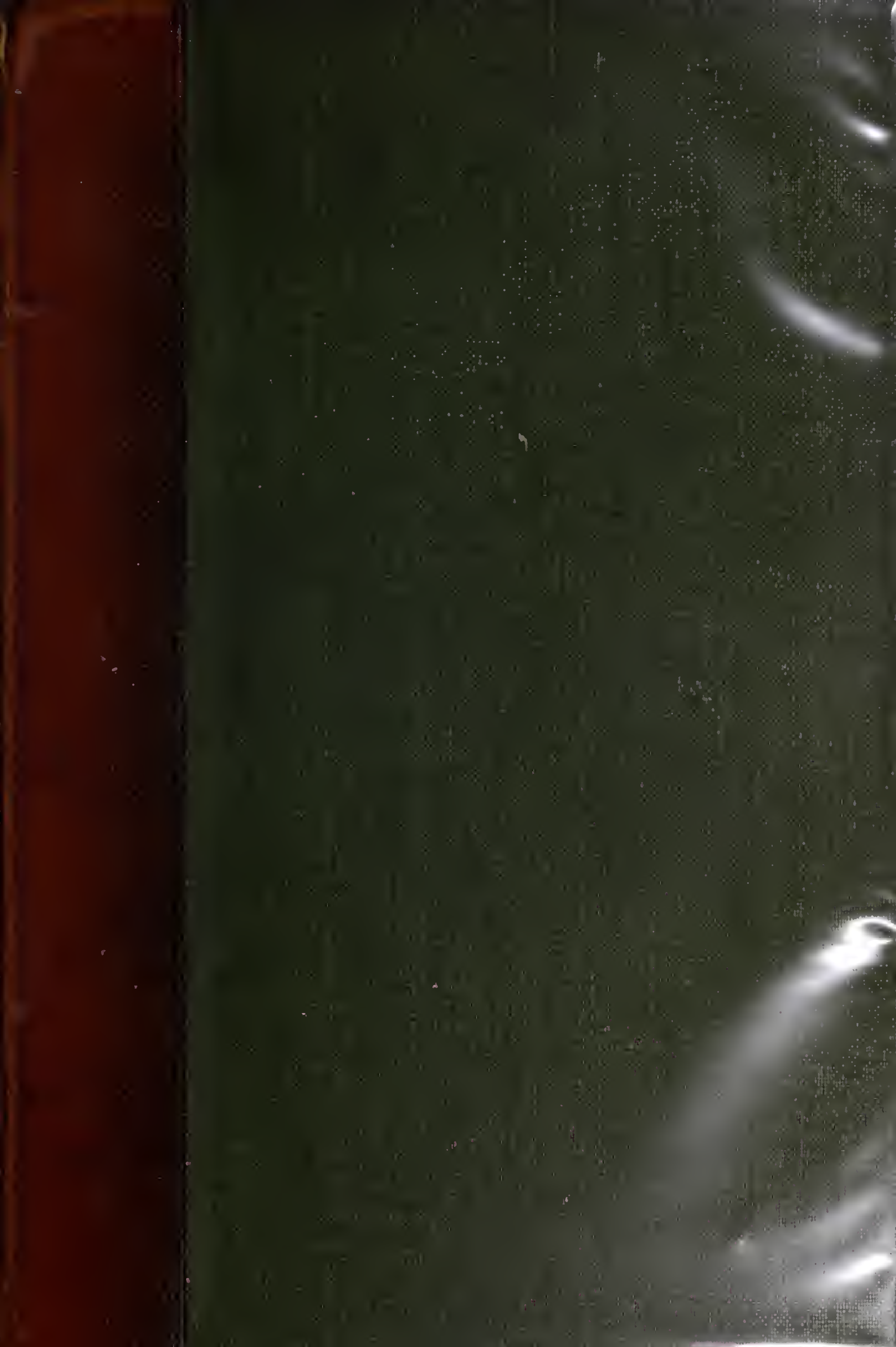
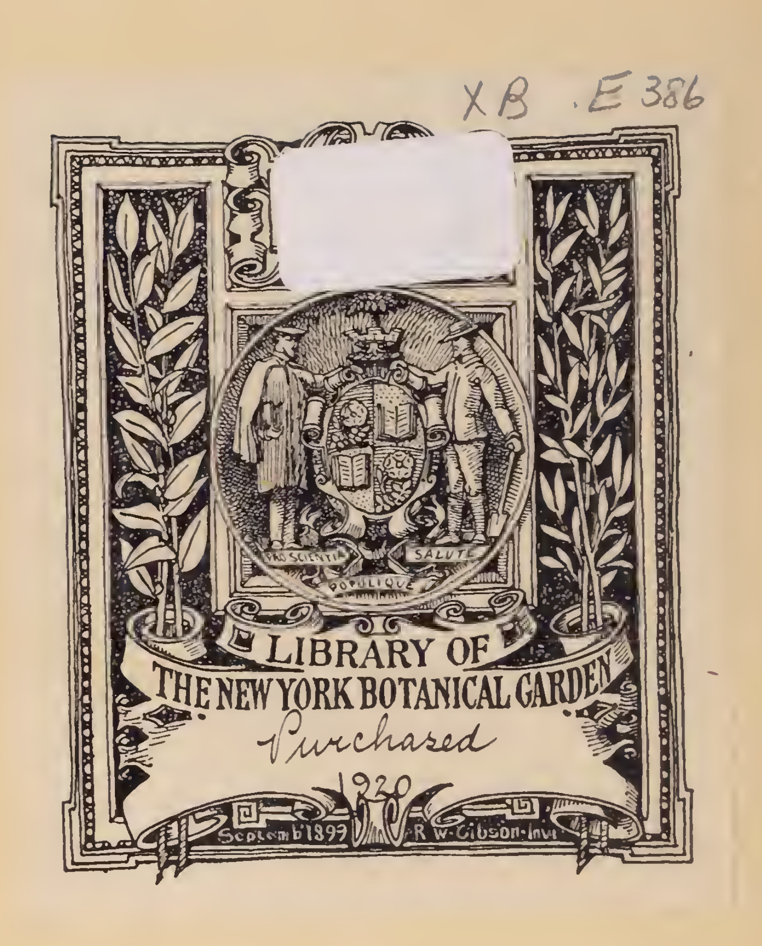



PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1920
Septemb 1899
R. W. Gibson. Inv.



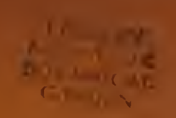




Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.



Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

Band XXXVI.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

1919
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 28. Juli 1919.

Inhalt.

	Seite
Orban, Untersuchungen über die Sexualität von *Phycomyces nitens.* Mit 2 Tafeln und 20 Abbildungen im Text	1—59
Solereder, Beiträge zur Anatomie der Araceen. Mit 7 Abbildungen im Text	60—77
Ritter, Der allgemeine und spezielle phänologische Einfluß des Meeres	78—132
Ritter, Friedrich Ludwig †	133—134
Boas, Untersuchungen über Säurewirkung und Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen. *(Aspergillus niger.)* I. Teil. Mit 5 Abbildungen im Text	135—185

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 30.—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Bamberg, Schützenstraße 22, I., mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

Band XXXVI.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 7 Tafeln und 45 Abbildungen im Text.

1919
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Inhalt.

	Seite
Orban, Untersuchungen über die Sexualität von *Phycomyces nitens*. Mit 2 Tafeln und 20 Abbildungen im Text	1–59
Solereder, Beiträge zur Anatomie der Araceen. Mit 7 Abbildungen im Text	60–77
Ritter, Der allgemeine und spezielle phänologische Einfluß des Meeres	78–132
Ritter, Friedrich Ludwig †	133—134
Boas, Untersuchungen über Säurewirkung und Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen. *(Aspergillus niger.)* I. Teil. Mit 5 Abbildungen im Text . .	135–185
Rippel, Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen, insbesondere von *Sinapis alba* L. und die sich daraus ergebenden physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Fragen. Mit 1 Tafel und 6 Abbildungen im Text	187—260
Meier, Beitrag zur Kenntnis der bakteriziden Eigenschaften der frischermolkenen Kuhmilch	261—353
Schenck, Die Fruchtkörperbildung bei einigen Bolbitius- und Coprinusarten. Mit 4 Tafeln und 1 Abbildung im Text	355 413
Graser, Untersuchungen über das Wachstum und die Reizbarkeit der Sporangienträger von *Phycomyces nitens*. Mit 6 Abbildungen im Text	414—493



Untersuchungen über die Sexualität von Phycomyces nitens.

Von

Grete Orban aus Elberfeld.

Mit zwei Tafeln (Tab. I und II) und 20 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die Untersuchungen von Blakeslee[1]) haben die Gründe aufgedeckt, aus welchen bei vielen Zygomyceten, deren Kultivierbarkeit bereits durch ungezählte Versuche bestätigt und erprobt worden war, bis dahin keine Zygosporen erzielt werden konnten. Durch seine Ermittlungen sind wir darüber belehrt worden, daß viele Phycomyceten heterothallisch sind, das heißt, nur dann zur Zygosporenbildung kommen können, wenn Hyphen von zwei verschiedenen, derselben Spezies angehörigen Geschlechtsrassen unter geeigneten Bedingungen aufeinander stoßen. Seitdem ist die Sexualität des *Phycomyces nitens*, eines im Laboratorium mit besonderer Vorliebe kultivierten und vorrätig gehaltenen Organismus, wiederholt zum Gegenstand eingehender Versuche gemacht worden.

Auch die nachfolgenden Seiten sollen sich mit der Frage nach der Sexualität des genannten Pilzes befassen. Es soll versucht werden, von verschiedenen Gesichtspunkten aus die bereits bekannten Vorgänge des Sexualaktes zu untersuchen und in ihre Entwicklungsmechanik näher einzudringen. Das hervorragendste Mittel, das bei diesen und ähnlichen Fällen zu Gebote steht, ist die Kultur der zur Untersuchung vorliegenden Art unter abnormen Bedingungen. Bevor zur Schilderung des Verhaltens des Pilzes unter mannigfach variierten abnormen Kulturbedingungen geschritten werden kann, wird es nötig sein, den normalen Entwicklungsgang des Pilzes, insbesondere seiner Gameten, eingehend

[1]) Blakeslee, A. F., 1) Zygospore Formation a Sexual Process. (Science. N. S. Bd. 19. 1904. No. 492. S. 864—866.) — 2) Sexual Reproduction in the Mucorineae. (Science. N. S. Bd. 40. 1904. No. 4. S. 205—319.) — 3) Zygospore Germinations in the Mucorineae. (Annales Mycologici. Bd. 4. 1906. S. 1–28.)

zu schildern, damit später mit den normalen Formen und Vorgängen die abnormen umso anschaulicher verglichen werden können.

Sämtliche Versuche, über die zu sprechen sein wird, sind mit + und — Material von *Phycomyces nitens* ausgeführt worden, das ich von den Kulturen des Herrn Prof. Küster abzuimpfen Gelegenheit hatte. Das Ausgangsmaterial war diesem von Herrn Prof. Wehmer in Hannover überlassen worden.

Als Nährboden, der sich überall gut bewährt hat, wurde Biomalz aus der Fabrik Gebr. Patermann, Teltow-Berlin, benutzt. Nach Küsters[1]) Vorschrift wurde es mit der 30-fachen Menge destillierten Wassers verdünnt. Mit 2 Proz. Agar wurde die Lösung zu einem festen Nährboden verarbeitet.



Fig. 1.

Sät man auf der Oberfläche einer Agarplatte + und — nebeneinander aus, so entstehen schon nach wenigen Tagen überall da, wo die heranwachsenden Mycelscheiben sich berühren, die Progameten, Gameten und Zygosporen, die Blakeslee[2]) und andere beschrieben haben. Die Einzelheiten, die durch die Fig. 1 bis 5 erläutert werden sollen, sind folgende: An der Kontaktlinie verändern sich die Mycelspitzen stark, sie schwellen an und treiben unregelmäßige, kurze Fortsätze (Fig. 1), die bei der weiteren Entwicklung zu einer festen Verzahnung der beiden Mycelspitzen führt (Fig. 2). Aus den zu einem rundlichen oder langgestreckten Knäuel verschlungenen Hyphen wächst je ein kräftiges, schlauchartiges Gebilde hervor (Fig. 3): die Progameten oder Suspen-

[1]) Küster, E., Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen. 2. Aufl. 1913. S. 27.

[2]) a. a. O. 1904. Sex. Reprod., S. 281.

soren. Zwischen ihnen und dem koralloid verzweigten Sockel wird zuweilen eine Querwand ausgebildet. Die anfangs säulenartig aufragenden Progameten verlaufen zunächst einander parallel (Fig. 3), später bilden ihre vorwärts wachsenden Spitzen eine ösenartige Schlinge, die in Fig. 4 dargestellt ist. Die Enden der Progameten berühren sich nach wie vor und trennen sich auch bei der späteren Entwicklung nicht voneinander. Die Enden schwellen zu kegelförmigen Gebilden an (Fig. 5). Während dieser Zeit erscheinen die Progameten gelblich und reich mit Protoplasma gefüllt. Später wird in ihnen je eine Querwand gebildet, durch welche an der Spitze jeder Progamete die Gameten abgetrennt werden. Die Breite der Gameten beträgt etwa die Hälfte von dem Durchmesser der Progametenspitzen. In den Progameten bemerkt man häufig eine starke Protoplasmaströmung; in

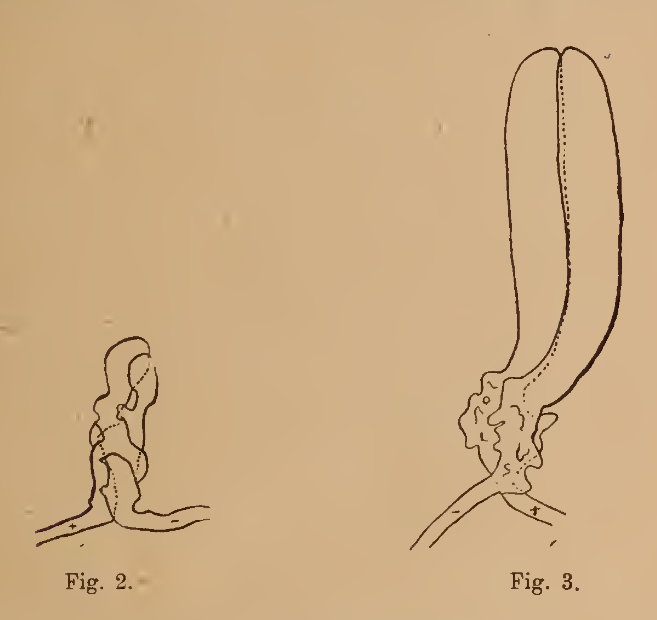


Fig. 2. Fig. 3.

den Gameten habe ich eine solche nicht mehr beobachten können. An den Trennungswänden der Gameten voneinander und der Gameten gegen die Progameten fallen oft linsenförmige Protoplasmaansammlungen auf. Das Plasma dieser Anhäufungen erscheint anders geartet als das mehr nach innen gelegene hyaline; es ist nicht so durchsichtig wie dieses, und auf seiner Oberfläche sieht man kleine, runde Körperchen schwimmen

Die Umschlingung und Verzahnung der + und — Hyphen, mit welcher die Entwicklung der geschilderten Gebilde beginnt, bringt es mit sich, daß es in der überwiegenden Anzahl der Fälle außerordentlich schwer ist, die Zugehörigkeit der Progameten oder Gameten zur + bezw. zur — Mycelscheibe mit Sicherheit zu ermitteln. In den Figuren 1 bis 4 habe ich Fälle zur Darstellung gebracht, bei welchen ich durch irgendwelche günstige Umstände

in die Lage gekommen war, den Ursprung der Hyphen hinreichend weit verfolgen zu können. Das Vorzeichen der Hyphen konnte ich dementsprechend eintragen. Wie hinlänglich bekannt, wird die Querwand, welche die beiden Gameten voneinander trennt, im

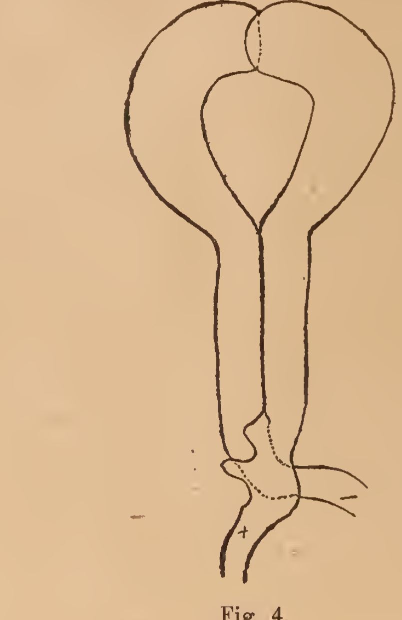


Fig. 4.

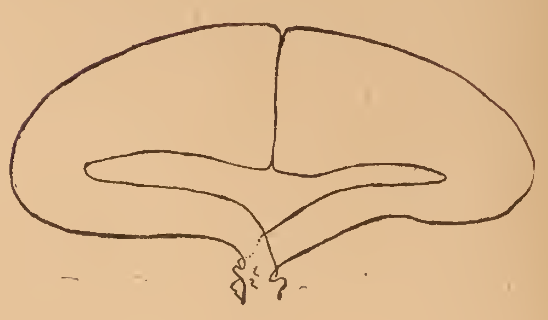


Fig. 5.

weiteren Verlauf der Entwicklung gelöst. Die beiden Gameten fusionieren miteinander zur Zygospore.

Vor oder nach der Kopulation bilden sich an den Progameten in der Nähe der Trennungswand gegen die Gameten dornige Auswüchse. Diese treten nicht immer an beiden Suspensoren gleichzeitig auf. Eine Gesetzmäßigkeit in dem Sinne, daß die + oder die — Rasse bei der Dornenbildung den Vorrang hätte, besteht anscheinend nicht. Ich habe sie bei denjenigen Kopulationsfiguren, bei welchen ich die Zugehörigkeit der Anteile zum

+ und — Partner mit Sicherheit feststellen konnte, ebenso oft an diesem wie an jenem zuerst auftreten sehen. In der weitaus größeren Zahl der Fälle entstehen sie an beiden Kopulanten gleichzeitig. Die Zahl der Auswüchse an einer Progamete beträgt unter den oben geschilderten Bedingungen meist acht. Sie haben mit den typischen Hydathoden [1]) die Fähigkeit zur Wasserausscheidung gemeinsam. An den Spitzen oder unterhalb dieser erscheinen ansehnlich große Tropfen, die blaues Lackmuspapier schwach röten.

Charakteristisch für die Dornen von *Phycomyces* ist ihre regelmäßig gegabelte oder ihre dichotom-sympodiale Verzweigung. Im letzteren Fall wird dasjenige Stück des Dornes zum geförderten, welches der Zygospore zugewandt ist, sodaß eine unvollkommene Überdeckung der Zygospore durch die Dornen zustande kommt.

Die Zygospore weist zur Zeit der Reife eine stark verdickte schwarze Membran auf. Von denjenigen Arbeiten Blakeslees, die über den Vorgang der Kopulation von *Phycomyces nitens* berichten, kommen von den oben zitierten [2]) und [3]) in Betracht.

I. Kapitel.

Geschlechtscharaktere des Phycomyces nitens.

Blakeslee hat für verschiedene Phycomyceten den Nachweis erbracht, daß die beiden Anteile der Kopulationsfigur sich durch Größe und Form voneinander unterscheiden. Bei den heterothallischen Mucorineen handelt es sich meist um Isogamie, d. h. die beiden Teile der Kopulationsfigur sind morphologisch gleich. Bei den homothallischen kommen dagegen auffallende Verschiedenheiten der beiden Kopulanten vor z. B. bei *Dicranophora* [2]) und *Zygorrhynchus* [2]). Goebel [3]) geht in seiner Arbeit über den sexuellen Dimorphismus im Leben der Pflanzen ganz kurz über den Dimorphismus bei den heterothallischen Mucorineen hinweg, indem er die Behauptung aufstellt, eine Differenz zwischen männlicher und weiblicher Pflanze gäbe es nicht. „Man kann dem Mycel nicht ansehen, ob es männlich oder weiblich ist, zumal die Sexualorgane selbst ganz gleich sind.“ Diese Auffassung von Goebel ist nicht für alle heterothallischen Mucorineen berechtigt. Bei heterothallischen Formen tritt zwar der morphologische Unterschied der beiden Kopulanten stark zurück, immerhin lassen sich aber Fälle anführen, wo ein Unterschied festzustellen ist. Saito und Naganishi [4]) geben für *Mucor javanicus* an, daß die Suspensoren ungleich an Dicke und Gestalt sind.

---

[1]) Vgl. F. Knoll, Untersuchungen über den Bau und die Funktion der Cystiden und verwandter Organe. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 50. 1912. S. 453.)

[2]) Vgl. Blakeslee 1904, Sex. Reprod. S. 297 u. S. 300.

[3]) Goebel, Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. (Biol. Zentralbl. Bd. 30. 1910. S. 659.)

[4]) Saito u. Naganishi, Zygosporenbildung bei *Mucor javanicus*. (Zeitschr. f. Gärungsphysiol. Bd. 5. 1915. S. 187.)

Phycomyces nitens gehört nicht zu dieser Reihe. Seine Sexualität ist insofern in besonders ausgesprochenem Grade isogam, als die beiden Kopulanten keine morphologischen Differenzen erkennen lassen. Van Tieghem [1]) freilich glaubte eine solche in der Dornenbildung zu finden, welche die Zygosporenbildung begleitet. Wenigstens glaubte er, in der Beschleunigung der Dornenbildung seitens einer der beiden Suspensoren den Ausdruck einer geschlechtlichen Differenzierung erkennen zu sollen. Blakeslee schließt sich seiner Auffassung nicht an, da er bald die + bald die — Seite hinsichtlich der Dornenbildung bevorzugt fand, — ein Befund, den ich, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, nur bestätigen kann. Blakeslee nimmt an, daß Unterschiede in der Ernährung der beiden Hälften in der Kopulationsfigur über das frühere oder spätere Auftreten der Dornen entscheiden.

Eine andere Frage wäre es, ob zwischen der + und der — Rasse physiologische Unterschiede und zwar an Eigenschaften, welche mit der Sexualbetätigung unmittelbar nicht zusammenhängen, nachzuweisen wären. Solche Unterschiede bestehen in der Tat und sind leicht nachzuweisen. An dem von mir benutzten Material, über dessen Herkunft ich bereits in der Einleitung berichtet habe, beobachtete ich folgendes:

a) Keimung: Sät man + und — Sporen auf 3-prozentigem Biomalzagar bei Zimmertemperatur unter gleichen äußeren Bedingungen aus, so zeigen sie einen Unterschied hinsichtlich der zum Auskeimen erforderlichen Zeit. Während an + Sporen die ersten Keimschläuche nach etwa 8 Stunden zu beobachten sind, erfolgt die Keimung der — Sporen erst 3—4 Stunden später. Diese Hemmung, welche die Keimung der — Sporen zeigt, läßt sich erheblich steigern, wenn man den Biomalzagar durch Nährböden von starker osmotischer Kraft ersetzt. Nährböden dieser Art stellte ich her mit NaCl (1—8 Proz.), NO_3K (1—20 Proz.), $(NO_3)_2$ Ca (0,5—4 Proz.), $MnCl_2$ (1/2—3 Proz.), $(NO_3)_2$ Mn (1/4—3 Proz.), $(NO_3)_2$ Mg (1—8 Proz.), $MgCl_2$ (1—8 Proz.), Rohrzucker (7 1/2—30 Proz.) [2]). In allen Fällen war der Keimverzug der — Sporen erheblicher als auf Biomalz, ja er ließ sich bis auf 3×24 Stunden und noch längere Zeit steigern, bis schließlich bei noch weiterer Erhöhung der Konzentration nur noch die + Sporen keimten, und die — Sporen vollständig versagten. Für einen Fall sollen die Verhältnisse hier genauer beschrieben werden. Bei Verwendung von 1, 2, 3, 4 Proz. NO_3K keimen + und — Sporen binnen 24 Stunden; bei 1 Proz. sind die Keimungen der + Sporen ungefähr ebenso zahlreich wie auf kaliumnitratfreiem Nährboden, die der — Sporen merklich geringer. Bei 2 und 3 Proz. NO_3K nimmt bei + und — Sporen die Zahl der Keimungen mehr und mehr

---

[1]) Van Tieghem, P. et Le Monnier, G., Recherches sur les mucorinées. (Annales d. sc. nat. Bot. Sér. 5. I. T. 17. S. 261—399.)

[2]) Diese Nährböden wurden in der Weise hergestellt, daß ich zu 3 % Biomalz 2 % Agar und nach dessen Lösung die betreffenden Mengen des Salzes zusetzte und hiernach nur kurze Zeit erhitzte. Die Aussaat wurde in Petrischalen vorgenommen.

ab. Bei 4 Proz. NO_3K wurde in manchen Kulturen erst am zweiten Tage Keimung der — Sporen gefunden, während die + Sporen schon am ersten Tage mehr oder minder reichlich gekeimt waren. Ebenso verhalten sich die + Sporen bei 5, 6, 7, 8 Proz. insofern, als sie schon am ersten Tage Keimung in allen Kulturen zeigten, wenn auch nicht so zahlreich wie bei 3 oder 4 oder gar 1 oder 2 Proz. NO_3K. Der Keimverzug der — Sporen erreicht aber hier einen so hohen Wert, daß diese 24 Stunden nach den andern oder nach Verstreichen noch längerer Zeit zu keimen beginnen. Bei 10 Proz. NO_3K beobachtete ich Keimung der + Sporen am 2. Tage, der — Sporen am 5. Tage oder noch später. Bei 15 Proz. schließlich sah ich fast nur noch die + Sporen keimen und diese am 5. Tage nach der Aussaat. — Sporen keimten entweder gar nicht oder vereinzelt. Bei 18 Proz. NO_3K habe ich gar keine Keimung von — Sporen mehr beobachten können.

Die Versuche, die mit anderen Salzen angestellt wurden, zeigten Entsprechendes. Auf 3 Proz. Biomalzagar + 1 oder 2 Proz. NaCl keimen + Sporen nach einem Tage, — Sporen nach 2 Tagen. Bei 4 Proz. NaCl zeigen + Sporen am 2. Tage, — Sporen am 4. Tage Keimung. Ähnlich ist das Verhältnis bei 6 Proz. NaCl, auf welchen + Sporen am 4., — Sporen am 6. Tage keimen. Bei 7 Proz. NaCl sah ich + Sporen noch in den meisten Fällen, — Sporen dagegen nur selten keimen.

Bei der bekannten Anpassungsfähigkeit der Pilze an Medien von hohem osmotischem Druck und deren wachstumhemmende Wirkungen [1]) war die Möglichkeit zu erwägen, daß bei Kultur mehrerer Generationen auf hochkonzentrierten Medien, d. h. bei wiederholter Aussaat z. B. auf natriumchloridreichen Medien, die hier erörterten Eigenschaften der Phycomyces-Sporen sich verändern könnten. Zur Prüfung der Frage verfuhr ich in der Weise, daß ich 8 Generationen auf NaCl-haltigem Biomalzagar sich entwickeln ließ. Dann verglich ich das Verhalten dieser Sporen mit den Eigenschaften derjenigen, die auf natriumchloridfreiem Biomalzagar entstanden waren. Es zeigte sich kein nennenswerter Unterschied.

b) Wachstum: So deutliche Unterschiede zwischen + und — wie bei der Keimung treten bei dem späteren Wachstum nicht mehr hervor. Feinere mikroskopische Messungen habe ich zwar nicht angestellt, sondern mich auf Beobachtung des makroskopisch sichtbaren Zuwachses beschränkt. Nach je 24 Stunden markierte ich den Mycelsaum auf der Unterseite der Petrischale. Bei den zuerst meßbaren Größen trat allerdings meist ein deutlicher Unterschied zwischen + und — hervor. So ergaben, um einige Beispiele anzuführen, die Messungen:

---

[1]) Eschenhagen, Über den Einfluß von Lösungen verschiedener Konzentration auf das Wachstum von Schimmelpilzen. [Diss.] Leipzig 1898. — Meißner, Akkommodationsfähigkeit einiger Schimmelpilze. [Diss.] Leipzig 1902. — Errera, Hérédité d'un caractère acquis chez un champignon pluricellulaire. (Bull. d. l'acad. royale de Belgique. Classes des sciences. 1899.)

				bei +	—	
nach 1 Tag	auf 3 %	Biomalzagar	in Thymolatmosphäre	4	2	mm
„ 1 „	„ 3 %	„	in Phenolatmosphäre	5	1	„
„ 2 Tagen	„ 3 %	„	+ 1,5 % $(NO_3)_2Ca$	11	8	„
„ 2 „	„ 3 %	„	+ 2 % $(NO_3)_2$ Ca	10	5	„
„ 2 „	„ 3 %	„	+ 4 % NO_3K	5	1	„
„ 3 „	„ 3 %	„	+ 2 % NaCl	17	7	„
„ 3 „	„ 3 %	„	+ 2 % „ + 1 % Pepton	13	5	„
„ 3 „	„ reinem	Agar	+ 5 % Rohrzucker	12	5	„
„ 3 „	„ „	„	+ 5 % Traubenzucker	13	9	„

Diese Unterschiede werden freilich wohl mehr durch die längere Wachstumszeit bedingt, welche den relativ schneller keimenden + Sporen zur Verfügung steht, als durch Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit der beiden Rassen. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist unter normalen Verhältnissen dieselbe. Auf 3 Proz. Biomalzagar zeigen sowohl + als — bei Zimmertemperatur einen täglichen Zuwachs von 12 mm. Bei Steigerung des osmotischen Druckes durch Zusatz von Salzen läßt sich ein kleiner Unterschied erkennen, der sich jedoch in engen Grenzen hält; es handelt sich dabei nur um Unterschiede bis zu 2 mm in einem Tag. Auch hier zeigt sich + wieder als der kräftigere. Bei 1 bis 3 Proz. NaCl zeigt das + Mycel eine 1—2 mm größere Wachstumsgeschwindigkeit, bei ebensoviel NO_3K-Zusatz beträgt der Unterschied in derselben Zeit etwa 1 mm. Dieser Unterschied und der in der Zeit des Auskeimens tragen dazu bei, daß die + Mycelscheibe größer wird als die — Scheibe, und daß bei Parallelaussaaten die Zygosporenzone meist nicht die Mittellinie zwischen den beiden parallelen Impfstrichen bildet, sondern etwas nach der — Seite verschoben ist. Für die Größe der + und — Mycelscheibe seien einige Beispiele angeführt:

				bei +	—	
nach 5 Tagen	auf 3 %	Biomalzagar	+ 1 % NaCl	53	48	mm
„ 5 „	„ 3 %	„	+ 2 % „	42	20	„
„ 5 „	„ 3 %	„	+ 3 % „	26	19	„
„ 7 „	„ 3 %	„	+ 2 % $(NO_3)_2$ Ca	38	34	„
„ 7 „	„ 3 %	„	+ 3 % NO_3K	62	50	„
„ 7 „	„ 3 %	„	+ 4 % „	48	41	„
„ 7 „	„ 3 %	„	+ 5 % „	38	30	„
„ 6 „	„ 3 %	„		61	56	„

Der letzte Wert wurde so gefunden, daß 10 + und 10 — Mycelplatten gemessen und die Mittelwerte berechnet wurden.

c) Tiefenwachstum: Die Mycelien von *Phycomyces nitens* verbreiten sich nicht nur in horizontaler Richtung auf dem Substrat, sondern wachsen auch in die Tiefe. Ja, sie können bei manchen Kulturbedingungen die Oberfläche des Agars ganz oder fast ganz meiden und sich ausschließlich in „submersem" Wachstum betätigen. Auch was diese Ausnutzung der Tiefendimension betrifft, verhalten sich + und — Rasse von *Phycomyces* nicht unter allen Kulturbedingungen gleich. Des öfteren habe ich be-

obachtet, daß — Hyphen in größerem Abstand von der Oberfläche sich verbreiten als + Hyphen. Besonders auffällig war dies bei Verwendung von stark verdünntem Biomalz. Je geringer der Prozentsatz an Biomalz wird, desto mehr verschwindet das Mycel von der Oberfläche. Bei $^1/_{32}$ Proz. Biomalz wachsen die + Hyphen nur noch sektorartig auf der Oberfläche und im übrigen „submers“, während — bei dieser Konzentration nur noch „submers“ wächst. — wächst nur bis zu $^1/_8$ Proz. sektorenweise auf dem Agar, bei geringerer Konzentration kommen nnr noch einzelne Mycelspitzen an die Oberfläche.

d) Sporangienbildung: Ein auffallender Unterschied, der von den Autoren immer wieder betont wird, liegt in der Sporangienbildung des *Phycomyces* [1]). Die — Sporangienträger sind nicht so kräftig, weniger zahlreich und entstehen später als die + Träger. Im Dunkeln bildet + ganz gut Sporangien aus, während die — Träger sehr lang werden, bis sie schließlich den Wattestopfen erreichen und oft, ohne ein Sporangium zu bilden, ihr Wachstum einstellen. Das frühere Auftreten der + Träger gilt sowohl für die ersten, auf dem Impfstrich erscheinenden, als auch für die später auftretenden. Auf Nährböden von gesteigertem osmotischem Druck und bei stickstoffreicher Ernährung, z. B. auf peptonhaltigen Nährböden, war das gut zu beobachten. Besonders auffällig waren die Unterschiede bei Kombination dieser beiden Faktoren. Bei Kulturen auf 3-prozentigem Biomalzagar + 1 Proz. Pepton + 2 Proz. NaCl trug das + Mycel bereits einen dichten Rasen von Sporangienträgern, während — erst wenige produziert hatte.

Einen ähnlich starken Unterschied erhielt ich auf eosinhaltigen Kulturen. Auf Biomalz + 0,5 Proz. Eosin und Biomalz + 1 Proz. Eosin wurden + und — Sporen nebeneinander ausgesät. Nach 2 Tagen hatte das + Mycel zahlreiche Sporangienträger gebildet, das — Mycel noch nicht. Ein Teil der Kulturen war hell, ein anderer dunkel aufbewahrt worden. Bei den dem Licht ausgesetzten Kulturen war der Unterschied bedeutend größer.

Auf stark verdünntem Biomalzagar fehlen bei + und — die kleinen schwächlichen Sporangienträger. Die großen stattlichen treten bei + eher auf und in bedeutend größerer Anzahl.

e) Allgemeines über die sekundären Geschlechtscharaktere; die Frage nach ihrer Konstanz: Zusammenfassend läßt sich sagen, daß bei der Prüfung des mir vorliegenden Materials die + Rasse sich als die kräftigere erwiesen hat, sowohl unter optimalen Bedingungen auf Biomalz, als auch dann, wenn osmotische oder chemische Faktoren (Eosin) das Wachstum des Mycels hemmend beeinflussen; ja gerade im zweiten Falle lassen sich die Rassen zu so verschiedenem Wachstum bringen, daß man sie ohne Kenntnis des Versuchsganges kaum als zusammengehörige Geschlechtsrassen der nämlichen Spezies gelten lassen möchte.

---

[1]) Blakeslee, a. a. O. 2, S. 283. — Burgeff, Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* Kuntze. II. (Flora. Bd. 8. 1915. S. 407.)

Der von mir konstatierte Unterschied zwischen + und — ist bereits aus den Arbeiten anderer Autoren bekannt.

Blakeslee[1]) hat angegeben, daß das — Mycel von *Phycomyces nitens*, wenn es neben + Mycel wächst, durch sein schwächliches Aussehen von diesem unterschieden werden könne. Ich habe in dieser Hinsicht keinen deutlichen Unterschied beobachten können. Er spricht an der angegebenen Stelle ferner von reichlicher Produktion von sterilen Lufthyphen der — Rasse bei bestimmten Nährböden. Auch hierin ist mir bei meinem Material kein Unterschied aufgefallen. Saito und Naganishi[2]) geben für *Mucor javanicus* an, daß die + Sporangienträger bis zu 3 cm, die — Träger bis 1 cm hoch werden. Burgeff beobachtete, daß die + Rasse von *Phycomyces* kräftigere Sporangienträger entwickelt als die — Rasse.

Andrerseits darf nicht verschwiegen werden, daß manche Beobachtungen auch das entgegengesetzte Resultat ergeben haben, und daß überhaupt manche Befunde es zweifelhaft erscheinen lassen, ob und inwieweit die hier behandelten quantitativen Unterschiede in der Wachstumsintensität der + und — Rassen als sekundäre Geschlechtscharaktere aufgefaßt werden dürfen, mit anderen Worten, ob die von mir regelmäßig an der + Rasse gefundenen Eigenschaften stets und ständig der + Rasse zukommen oder nur die Merkmale eines einzelnen für die Versuchsserie gerade vorliegenden Stammes ausmachen. Korpatschewska[3]) beobachtete, daß bei *Mucor hiemalis* die — Rasse der + Rasse zuweilen an Intensität überlegen ist, scheint aber diesem Phänomen nicht weiter nachgegangen zu sein.

Burgeff fand, daß beim Durchgang durch die Zygospore die + Charaktere auf die — Individuen übergehen können. Er beobachtete sowohl bei *Phycomyces nitens* wie bei *piloboloides* + Sporangienträger mit — Charakter als auch — Träger mit + Charakter. Er stellt damit die sekundären Geschlechtscharaktere in Abrede[4]). Die Auffassung von Burgeff ließ an die Möglichkeit denken, daß die aus dem Zygotensporangium gewonnenen + Sporen sich hinsichtlich der vorhin erörterten Merkmale anders verhielten als die früher ausgesäten. Um diese Frage zu prüfen, stellte ich mit den neugewonnenen + und — Sporen eine größere Anzahl von Kulturen (65) her und prüfte sie auf die Stattlichkeit ihres Wuchses. Diejenigen, die auf dieses Merkmal hin als + Exemplare bestimmt worden waren, kombinierte ich nach erneuter Aussaat mit — Mycelien, diejenigen, die der äußere Habitus für — Exemplare zu halten gestattete, wurden mit + Mycel kombiniert. In sämtlichen Kulturen dieser Serie trat Zygosporenbildung ein — mit anderen Worten: der Habitus der Mycele hatte

---

[1]) Blakeslee, a. a. O. 1904. Sex. Reprod., S. 283.

[2]) Zygosporenbildung bei *Mucor javanicus*. (Zeitschr. f. Gärungsphysiol. Bd. 5. 1915. S. 187—190.)

[3]) Sur le dimorphisme physiologique de quelques mucorinées hétérothalliques. (Bull. d. Soc. Bot. Génève. 2. Sér. 1. 1909. S. 317—352.)

[4]) Burgeff, a. a. O. 1915, S. 411.

sich zur Bestimmung des Vorzeichens in allen Fällen als ausreichend erwiesen.

Diese Ergebnisse, welche im Gegensatz zu Burgeffs Resultaten für die Konstanz der hier angeführten Merkmale sprechen, stehen zu einigen von Lindner[1]) veröffentlichten Beobachtungen in Widerspruch. Dieser Forscher fand bei Kulturen seiner Stämme auf 10 ccm Hayduck'scher Nährlösung (0,025 % SO_4Mg; 0,5 % PO_4H_2K; 0,5 % $SO_4(NH_4)_2$) + 5 Proz. Dextrose resp. Lävulose, Galaktose, Mannose, Saccharose, Laktose, Raffinose, Dextrin, lösl. Stärke, daß — die verschiedenen Kohlehydrate besser assimiliert als +, also *ceteris paribus* sich stattlicher entwickelt als +. Zur Untersuchung der Frage, wie sich meine Phycomycesstämme gegen die angegebenen Substanzen verhielten, wiederholte ich die Lindner'schen Versuche an meinem Material mit Saccharose, Glukose, Maltose, Dextrin, Raffinose und lösl. Stärke. Bei keiner der angegebenen Kulturbedingungen entwickelte sich — besser als +. Bei Rohrzucker, Dextrin und Raffinose blieb vielmehr — in der Entwicklung bedeutend hinter + zurück. Eine nähere Untersuchung der Frage mit anderen Stämmen würde vielleicht geeignet sein, die Differenz zwischen Lindners und meinen Versuchen aufzuklären.

II. Kapitel.

Beiträge zur pathologischen Morphologie des Phycomyces, insbesondere seiner Gameten.

Bei der Durchsicht jeder beliebigen Pilzkultur kann man bestätigen, daß wachsende Pilzhyphen auf kleine Störungen der verschiedensten Art mit der Bildung von allerhand abnormen Formen reagieren: die Verzweigungen werden abnorm, die wachsenden Spitzen schwellen an oder zeigen Einschnürungen usw.[2]). Offenbar handelt es sich dabei um die Wirkung irgendwelcher vielleicht sehr geringer Schwankungen im osmotischen Druck. Auch *Phycomyces nitens* verhält sich nicht anders. Besondere Empfindlichkeit zeigen die in oder auf dem Substrat liegenden vegetativen Hyphen, während die sich von ihm erhebenden Sporangienträger und die uns interessierenden Gameten von morphogenen Einflüssen dieser Art weniger berührt zu werden scheinen.

Entsprechend unserem Thema werden hier vornehmlich die Anomalien der Progameten und Gameten zu behandeln sein. Für die anderen Hyphenformen des Pilzes beschränke ich mich auf eine kurze Darstellung der auffälligsten Befunde.

1. Vegetative Hyphen: Unter „normalen" Verhältnissen stellen die Hyphen von *Phycomyces* Zylinder von kreisförmigem Durchschnitt dar, ihre Form ist aperiodisch, d. h. es zeigt sich an

---

[1]) Lindner, P., Eine nochmalige Nachprüfung des Verhaltens zweier Phycomycesstämme gegenüber verschiedenen Zuckerarten und ihres Zygosporenbildungsvermögens. (Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. Bd. 34. 1916. S. 448.)

[2]) Küster, E., Patholog. Pflanzenanatomie. 2. Aufl. 1916. S. 242 u. ff.

ihnen kein rhythmischer Wechsel von Anschwellungen und Einschnürungen. Bei hinreichender Erhöhung des im Nährsubstrat herrschenden osmotischen Druckes wird ihre Struktur periodisch, perlschnurförmig [1]). Auf 15 Proz. NO_3K-haltigem Biomalzagar konnte ich wiederholt periodisch gewachsene Hyphen beobachten. Es ließ sich an ihnen eine deutliche Abwechslung von Einschnü-

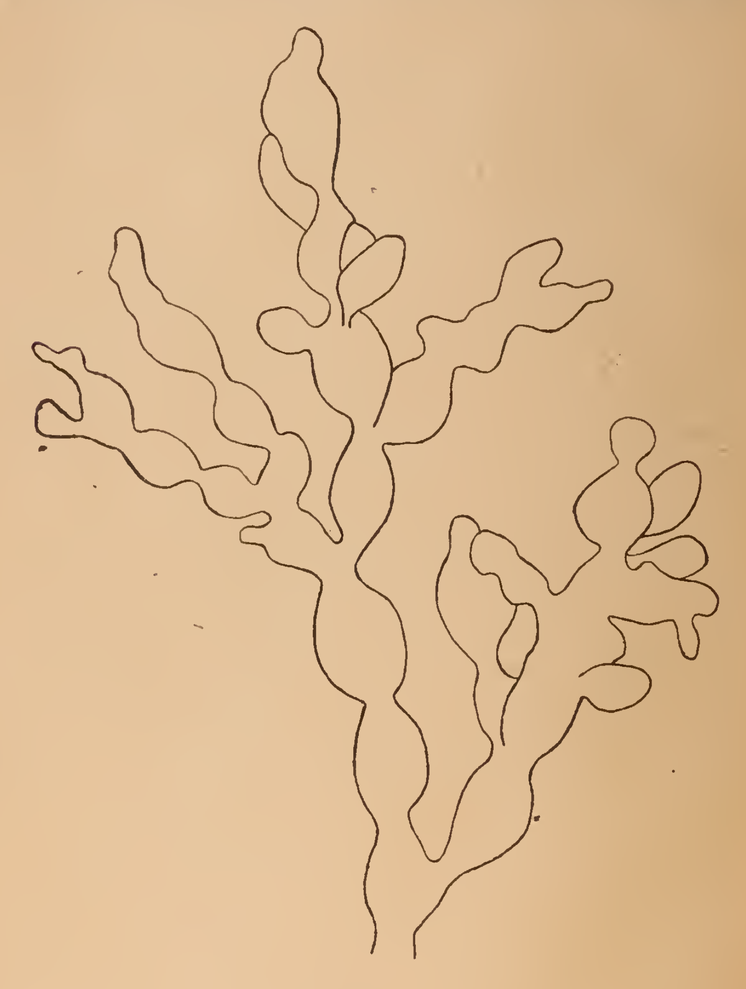


Fig. 6.

rungen und Ausbauchungen in annähernd gleichen Entfernungen erkennen. Die Abweichung von der normalen Wachstumsform kann soweit gehen, daß an Hefesprossung erinnernde Formen zustande kommen. Das in Fig. 6 abgebildete Mycel stammt von

[1]) Küster, E., Rhythmus im Leben der Pflanzen. (Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 17. 1916. S. 38.)

einer 6 Proz. $(NO_3)_2$ Ca-haltigen Kultur. Die einzelnen Glieder haben eine Länge von 20—30 μ.

In Kulturen, deren osmotischer Druck durch Zusatz von NaCl und anderen Stoffen gesteigert ist, lassen sich keine periodisch wachsenden Hyphen beobachten; dafür treten häufig Mycele mit außerordentlich dichten Verzweigungen auf. Besonders stark abweichende, koralloide Wachstumsformen erhielt ich auf Biomalzagar, dem Anilinfarbstoffe zugesetzt waren, z. B. auf vitalneurothaltigem Substrat.

Sowohl für die Hyphen vieler Pilze als auch für schlauchförmige Zellen anderer Art (Pollenschläuche, Wurzelhaáre) ist



Fig. 7.

ängst bekannt, daß z. B. bei Störungen und Hemmungen ihres Längenwachstums abnorme Membranverdickungen sichtbar werden[1]). Derartige Bildungen sind auch bei *Phycomyces nitens* leicht zu beobachten. Ich habe sie sehr häufig gefunden, unter anderm bei Biomalzagar, dem hohe Prozente von NO_3K oder $(NO_3)_2$ Ca zugesetzt waren, ferner bei Zinksulfat. Die stark lichtbrechende Membran hebt sich deutlich gegen das dunkel erscheinende Protoplasma ab. (Fig. 7). An der Zeichnung kommt auch die Schichtung zum Ausdruck, die man häufig bei derartigen Membranauflagerungen

[1]) Küster, E., Patholog. Pflanzenanatomie. 2. Aufl. 1916. S. 300.

erkennen kann. Die Membranverdickung kann so stark werden, daß einzelne Hyphenteile dadurch ganz von den übrigen Mycelteilen getrennt erscheinen. Auf Biomalzagar + $^1/_2$ Proz. SO_4Zn war die Verdickung der Membran besonders an den Spitzen auffällig.

2. Sporangien: Neben den stattlichen, bis 20 cm hohen Sporangienträgern entstehen in Phycomyceskulturen noch andere: Zwergsporangien auf kurzen Sporangienträgern, die 250—400 μ hoch werden [1]. Am auffälligsten sind sie auf dem Impfstrich. Die Zeit bis zur Bildung der ersten Sporangienträger ist nach Burgeffs Ausführungen [2] abhängig von der Größe der Kulturfläche, die dem Mycel zur Verfügung steht. Je größer das Agarstück ist, desto mehr wird die Entstehung der Sporangienträger verzögert. Ferner ist die Zeit von der Aussaat bis zur Bildung der ersten Träger eine Funktion der Zahl der ausgesäten Sporen [3]. Bei meinen Versuchen ging ich meist von Strichkulturen aus. An der Stelle, wo die Impfnadel aufgesetzt ist und der Impfstrich beginnt, werden naturgemäß die meisten Sporen ausgesät. Dort bilden sich auch die Sporangienträger zuerst. Bei 3-prozentigem Biomalzagar entstanden sie bei meinen Aussaaten meist nach 2—3 Tagen.

Auf diese Zwergsporangien folgen noch nicht unmittelbar die hohen Sporangienträger, sondern erst entstehen, wenigstens bei dichten Aussaaten, Sporangienträger, die klein und schwächlich bleiben, dann erst die großen, stattlichen. Unter besonderen Bedingungen fällt häufig eine der angeführten Formen fort. Bei Aussaat von ganz wenigen Sporen unterbleibt auf 3-prozentigem Biomalzagar die Bildung von Zwergsporangien und die der ersten Trägerformen, ebenso auch bei Aussaat von vielen Sporen auf Substraten mit unzureichender Ernährung, z. B. auf reinem Agar, auf Agar mit Zuckerzusatz ohne stickstoffhaltige Salze und auf stark verdünntem Biomalzagar. Es entstehen dann nur große, stattliche Sporangienträger, diese aber nur in beschränkter Zahl. Auf Nährböden von hohem osmotischem Druck werden die stattlichen Sporangienträger nicht so groß wie sonst.

Weiterhin konnte ich ermitteln, daß die Zwergsporangien auch in größerer Entfernung vom Impfstrich auftreten. Ich beobachtete sie in Kulturen, die eine Zeit lang ohne Sauerstoff kultiviert und dann wieder unter normale Bedingungen gebracht worden waren. Wenige Tage, nachdem die Kulturen wieder in sauerstoffhaltige Luft übertragen worden sind, entstehen die besprochenen Sporangienträger. An vorübergehend in Ätheratmo-

---

[1]) Burgeff hat wahrscheinlich in Anlehnung an den von Blakeslee geschaffenen Terminus den wenig handlichen Namen Pseudophoroidsporangien geprägt. Ich werde diesen Ausdruck in meiner Arbeit nicht verwenden, da die Zwergsporangien und ihre Sporangienträger mit den Pseudophoren Blakeslees meiner Meinung nach nur darin übereinstimmen, daß sie geringe Höhe haben.

[2]) Burgeff, Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens*. (Flora. N. F. 1914. Bd. 7. S. 260.)

[3]) a. a. O. 1914. S. 261.

sphäre gehaltenen Kulturen habe ich die gleiche Beobachtung gemacht. Die Sporangien stehen in diesen Fällen immer herdenweise zusammen. Ihre Gruppen sind schon makroskopisch als kleine Pusteln zu erkennen. Sie bilden sich anscheinend an Stellen, wo tote Zellteile liegen.

Besonders auffallende Formanomalien an Sporangienträgern beobachtete ich an Kulturen, die unter dem Einfluß von anästhetischen Mitteln gewachsen waren. Während unter normalen Bedingungen bei Kultur im Dunkeln die Sporangienträger senkrecht in die Höhe wachsen, traten unter dem Einfluß von Kampfer und Naphtalin schraubig gewundene Formen auf. Die Windungen sind meist sehr regelmäßig. Die Richtungswindung ist dabei nicht konstant; es kommen links- und rechtsgewundene Träger vor.

Besonders wichtig war es, auf etwa auftretende Verzweigungen zu achten. Sie bilden bei Burgeff neben den kropfartigen Anschwellungen des unterhalb des Sporangiums gelegenen Teiles ein wichtiges Merkmal zur Unterscheidung einiger Varianten. An unbeschädigten Sporangienträgern habe ich in keinem Fall Verzweigungen beobachten können. Dagegen treten sie nach Verletzung häufig auf [1].

3. Gameten: Nach der Betrachtung der Anomalien bei den Hyphen und Sporangienträgern soll zu denen der Gameten übergegangen werden. Auf fast allen Kulturen findet man ein oder mehrere Paare Progameten, die nicht bis zur Zygosporenbildung gekommen sind; besonders zahlreich sind sie auf Nährböden von hohem osmotischem Druck. Sehr häufig beobachtet man bei diesen sistierten Zygosporenanlagen Querwandbildungen in den Progameten. Oft findet man nur eine Querwand. Es fehlt aber nicht an Fällen, in welchen 2 und 3 Querwände übereinander liegen. Solche Septierungen (die allgemein bei Gebilden vorkommen, die in der Entwicklung stecken geblieben sind) beobachtete ich besonders auf NaCl- und NO_3K-haltigen Nährböden, z. B. bei Zusatz von 3 Proz. NaCl oder 4 Proz. NO_3K zu 3-prozentigem Biomalzagar. Die Querwände machen oft den Eindruck, als ob sie wie die bei der Kappenbildung [2]) angelegten entstanden wären. Die Ursache dieser Septierungen konnte nicht ermittelt werden. Blakeslee erwähnt sie kurz [3]). Er beobachtete sie außer in unfertig gebliebenen Progameten auch in den Suspensoren beim Heranreifen der Zygosporen. Dort habe ich sie auch beobachten können, aber nicht so häufig; in diesem Falle treten die Querwände nur in Einzahl auf.

Weitere Anomalien kommen bei der Dornbildung vor. Während unter normalen Verhältnissen auf 3-prozentigem Biomalzagar die Suspensoren einen Dornenkranz aufweisen, der aus 8 ungefähr gleich weit voneinander entfernt stehenden Dornen gebildet wird,

---

[1]) Köhler, Beiträge zur Kenntnis der Reproduktions- und Regenerationsvorgänge bei Pilzen. (Flora. Bd. 97. 1907. S. 216.)

[2]) Küster, E., Patholog. Pflanzenanatomie. 2. Aufl. 1916. S. 126.

[3]) a. a. O. 1904, Sex. Reprod., S. 282.

kommen auch abweichende Fälle vor. Bei Kulturen, die in Kampferatmosphäre gewachsen sind, beobachtet man häufig Zygosporen, denen die Dornen fehlen. Die Zygosporen haben dann ein ganz ungewohntes, nacktes Aussehen. Im Gegensatz dazu finden sich nicht selten Zygosporen, die eine doppelte, ja dreifache Reihe von Dornen an den Suspensoren tragen, z. B. Zygosporen, die in Naphtalinatmosphäre gewachsen sind. Die zweite und dritte Reihe sind in den meisten Fällen nicht komplett, sondern bestehen nur



Fig. 8.

aus einzelnen, 1—5 Dornen. Wenn der sekundäre Dornenkreis nur durch einen Dorn angedeutet ist, so liegt dieser meist auf der konvexen Seite des Suspensors, entsprechend dem von Noll [1]) gefundenen Gesetz.

[1]) Noll, Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. (Landw. Jahrb. Bd. 29. 1900. S. 361.) — Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. (Biolog. Centralbl. Bd. 23. 1903. S. 281 u. 404.)

Fortpflanzungsorgane können, wie bekannt, bei vielen Thallophyten „vegetativ“ weiterwachsen. Andrerseits können Fortpflanzungszellen an anderen Teilen des Organismus erscheinen, als es unter normalen Bedingungen der Fall ist. Beispiele hierfür werden auch bei *Phycomyces* gefunden. Vegetatives Auswachsen der Progameten stellt Fig. 8 dar. Die Ursache der Mißbildung vermag ich nicht anzugeben. Bei den Zygosporenanlagen findet man bisweilen Progametenpaare, deren Anteile nicht gleich lang sind und schwurfingerartig aussehen. An diesen Gebilden, von denen Fig. 9 eine Vorstellung gibt, beobachtet man häufig die



Fig. 9.

Bildung von Mycel an einem Teil, während der andere stirbt. Der überlebende Gamet wächst nicht weiter und bildet keine Azygospore, sondern Mycel aus. Blakeslee hat hervorgehoben, daß die Progameten sich von Anfang an berühren und nicht mehr auseinander gehen. Es ließe sich ja nun vorstellen, daß z. B. durch verschiedenen Turgordruck in den Progameten eine von ihnen eine Krümmung erfährt, und so die Bedingungen zur Weiterentwicklung durch das Fehlen des Kontaktes an den Spitzen andere werden. Freilich sind dieses nur Vermutungen, die nicht zu beweisen sind. Progameten, die statt zur Gametenbildung zur Sporangienbildung schreiten, kann man häufig auf Nährböden von

hohem osmotischem Druck beobachten, dabei gibt es Fälle, wo aus einer Progamete oder auch aus beiden Sporangienträger hervorgehen. Das Auswachsen von Sporangienträgern aus Progameten nach Verletzung wird noch in einem besonderen Abschnitt besprochen werden.

Daß Dornen zu Sporangien auszuwachsen vermögen, erwähnt schon Blakeslee. Ich fand solche Bildungen mehrfach, z. B. auf 3-prozentigem Biomalzagar + 3 proz. NaCl und auf Biomalzkulturen, die in Kampferatmosphäre gewachsen waren. Bei den von mir beobachteten Fällen kam die Zygospore dann nicht zur Reife.

Unvollkommene Gametenbildung liegt dann vor, wenn nur eine der Progameten eine Gamete liefert. Mit der einseitigen Entwicklung einer Gamete ist nach meinen Beobachtungen immer ein vorzeitiges Einstellen des Wachstums verbunden. Die abgetrennte Gamete bildete sich nie zu einer Azygospore aus, sondern das ganze Gebilde ging zu Grunde.

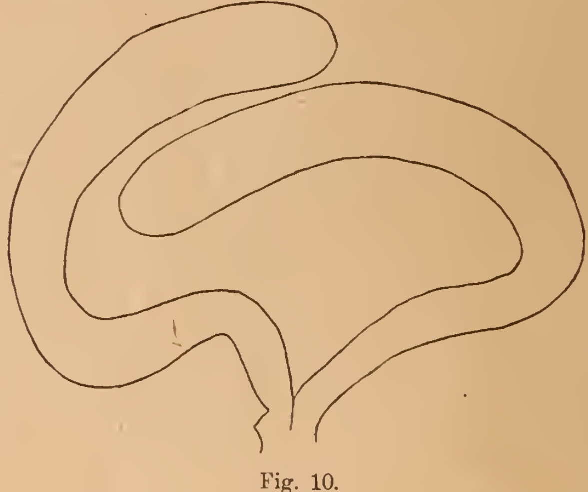


Fig. 10.

Trennung der Progameten voneinander ohne mechanische Eingriffe kommt nur sehr selten vor. Unter normalen Umständen bleiben, wie schon früher betont, die beiden Partner stets in Kontakt. Fig. 10 zeigt ein Progametenpaar, an dem sich die beiden Progameten voneinander losgelöst haben. Dieses Verhalten wurde nur bei Kultur auf 3-prozentigem Biomalzagar + 1 Proz. NaCl und bei Biomalzagar + 1 Proz. weinsaurem Kalium beobachtet. Die Seltenheit des Befundes gestattet vorläufig nicht, mit Bestimmtheit die osmotische Wirkung des Nährbodens für die erwähnte Anomalie verantwortlich zu machen. Man könnte allerdings Argumente anführen, die dafür sprechen. So findet die Berührung der Progametenspitzen unter normalen Verhältnissen auf einer viel breiteren Fläche statt als auf hochkonzentrierten Nährböden, wo die Progameten an den berührenden Enden gewölbt

sind (diesen Unterschied soll Fig. 11 zeigen). Man könnte also annehmen, daß unter dem fortgesetzten Einfluß des hochkonzentrierten Mediums schließlich eine Loslösung stattfindet.

Als weitere Anomalie wäre noch die zeitlich abnorme Kombination der am normalen Kopulationsvorgang beteiligten

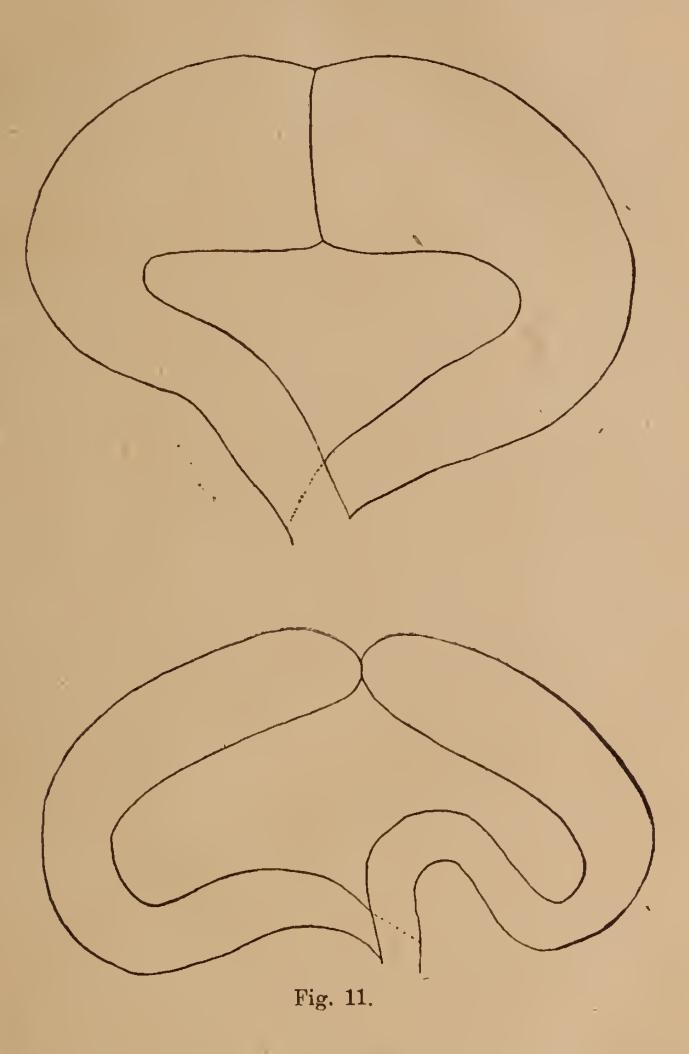


Fig. 11.

Einzelvorgänge anzuführen. Auch diese läßt sich zuweilen auf hochkonzentriertem Substrat beobachten. So konnte ich wiederholt auf 3-prozentigem Biomalzagar + 3 Proz. NaCl die Bildung von Dornen beobachten, ehe die Gameten entstanden waren.

Schließlich wären noch die abnormen Größenverhältnisse zu erwähnen. Bei diesen kommt es zu großen Schwankungen; der Durchmesser der Progametenschlingen betrug auf:

3 %igem Biomalzagar	+ 3 %	CaCl z. B.	700, 800, 890 μ
3 „ „	+ 3 %	MCl_2	700 μ
3 „ „	+ 4 %	„	520 μ
3 „ „	+ 3 %	NO_3K	800, 850, 950 μ
3 „ „	+ 4 %	„	710, 800 μ
3 „ „	+ 5 %	„	840, 860 μ

Über die Bildung von Azygosporen und die Bedingungen ihrer Entstehung wird in einem späteren Abschnitt zu sprechen sein.

Blakeslee hat als Pseudophoren Gebilde beschrieben, die bei *Phycomyces nitens* dann entstehen, wenn sich ein Mycel von homothallischer Qualität entwickelt.[1] Es handelt sich bei ihnen um Äste keulenartiger Gestalt, deren Form stark variiert. Die Beschreibung, die Blakeslee an der angeführten Stelle gibt, lautet in Übersetzung folgendermaßen: „In ihrer Jugend erinnern die Pseudophoren nicht selten an junge Sporangienträger und können sogar durch ein kleines sporangiumähnliches Köpfchen abgeschlossen werden. Aber statt in die Länge zu wachsen, schwillt die Achse, dreht sich und wickelt sich mehr oder weniger spiralig auf. Das Ende gleicht einem jungen Sporangium. Es ist gelb durch die Anhäufung öliger Substanz. Aber statt sich weiter zu entwickeln, Kolumella und Sporen zu bilden, ist ihr Wachstum beschränkt und gewöhnlich tritt Degeneration ein . . . . Die Pseudophoren zeigen weitgehende formale Verschiedenheiten. Sie können einfach und keulenförmig sein und eine wenig oder gar nicht gekrümmte Achse haben, oder sie zeigen schraubige Windungen. Die Pseudophoren bleiben selten einfach. Am Ende, aus der konvexen Seite der letzten Windung oder weniger häufig an anderen Teilen, entstehen Hyphen, die entweder zart und steril bleiben, mehr oder weniger verzweigte Hyphen, oder sie schwellen an, drehen sich und bilden sekundäre Pseudophoren."

Homothallisches Mycel, welches nach Blakeslee ausschließlich befähigt ist, die beschriebenen keulenförmigen Gebilde zu entwickeln, erhielt ich durch Aussäen von Sporen aus Zygotensporangien. Darüber wird in einem späteren Abschnitt noch gesprochen werden. Beachtenswert ist, daß mir die Gebilde außerordentlich oft als Produkte der heterothallischen + und — Mycele begegnet sind. Es hat sich gezeigt, daß man diese durch bestimmte Kulturbedingungen zur reichlichen Produktion von Gebilden bringen kann, die offenbar mit den von Blakeslee beschriebenen Pseudophoren identisch sind. Ich werde mich in der nachfolgenden Beschreibung nicht des Blakeslee'schen Ausdrucks bedienen, sondern lieber — auf die Form des Gebildes bezugnehmend — kurzweg von Keulen sprechen.

Keulen entstehen vornehmlich auf Substraten von hohem osmotischem Druck. Ich schildere zunächst das Verhalten des Pilzes auf NaCl-haltigem Biomalzagar. Beim Bereiten der Nährböden

[1]) a. a. O. 1906, S. 14.

wurde, um die feste Konsistenz des Nährbodens nicht zu beeinträchtigen, so verfahren, wie oben angegeben. Inwieweit durch die Erhöhung des osmotischen Druckes die Keimung verzögert und das Wachstum verlangsamt wird, ist schon früher hervorgehoben worden. Bei Zusatz von 1 Proz. NaCl ist der Unterschied nicht sehr groß. Während auf 3-prozentigem Biomalzagar die Bildung von Progameten am 3. Tage einsetzt, erfolgt sie bei Zusatz von 1 Proz. NaCl erst am 4. Tage. Die ersten Anlagen der Kopulationsfiguren sind ganz normal und unterscheiden sich nicht von den auf Biomalzagar ohne NaCl-Zusatz beobachteten. Wenn die ersten Progameten und Gameten gebildet sind, lassen sich meist noch keine Keulen beobachten. Diese treten in der Mehrzahl der Fälle erst nach einigen Tagen auf. Sind die Kulturen

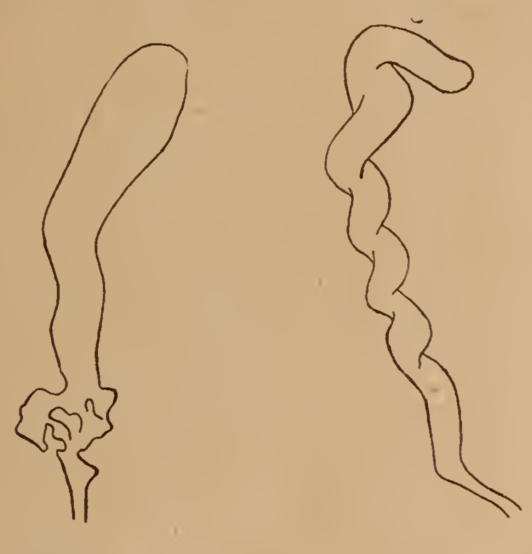


Fig. 12. Fig. 13.

älter geworden, so findet man sie auf 3-prozentigem Biomalzagar + 1 Proz. NaCl in großer Anzahl.

1. Form: In ihrem Aussehen ähneln die von mir beobachteten Keulen sehr den von Blakeslee beschriebenen Pseudophoren. Wie diese, weisen sie große formale Mannigfaltigkeit auf. Sie erheben sich vom Substrat ähnlich einem Sporangiumträger. Das orthotrope Wachstum einer Hyphe geht oft ohne besondere Nebenerscheinung vor sich; wir sehen eine Mycelspitze in die Höhe wachsen und sich keulig erweitern. Oft trennt eine Querwand den auf dem Substrat liegenden Teil von der in die Luft ragenden Keule. Neben diesen einfach gestalteten finden sich solche, die an ihrer Basis koralloid verzweigt sind (Fig. 12), ähnlich wie man es an dem verschlungenen Teil von Progametenpaaren findet. Die eigentliche Keule kann gerade oder gewunden sein. Besonders an gedrehten Keulen lassen sich die eigenartigsten Formen be-

obachten. Steil und flach ansteigende Schrauben sind gleich häufig. Fig. 13 zeigt eine der am häufigsten beobachteten Formen. Neben diesen einfachen, unverzweigten Keulen treten verzweigte auf. Die sekundären Keulen entstehen meist am oberen, nur selten an einem tiefer gelegenen Teil der primären. Sie sind oft an der Spitze zo zahlreich vorhanden, daß sie einen hexenbesenartigen Eindruck hervorrufen (Fig. 14). Weniger häufig sind aus den sekundären Keulen hervorwachsende tertiäre Keulen. Aus den Keulen kann an Stelle der sekundären auch normal geformtes Mycel herauswachsen. Solches entspringt an der Spitze und bleibt steril.

Im Jugendstadium zeigen die Keulen oft dottergelbe Färbung, wie man sie bei den Gameten vor und kurz nach der Fusion findet. Späterhin schwindet der Plasmareichtum, und die ausgewachsenen Keulen fallen geradezu durch ihre Plasmaarmut auf.



Fig. 14.

Die Größe der Keulen ist sehr verschieden. Ihre Länge schwankt zwischen 0,35 und 0,7 mm, ihre Breite zwischen 0,07 und 0,0.9 mm.

2 Entwicklungsbedingungen: Keulen treten nicht nur bei Zusatz von 1 Proz. auf, sondern auch bei höherem NaCl-Gehalt. Selbst bei 4 Proz. NaCl., auf welchen nur noch einzelne Progameten gebildet werden, kommen noch Keulen vor. Wenn auch für die Entstehung von Keulen ein Zusatz von NaCl besonders förderlich ist, so ist er doch keine notwendige Bedingung für ihre Bildung. Ich erhielt sie auch auf anderen Nährböden, deren osmotischer Druck durch Zusatz von NO_3K, $(NO_3)_2$ Mg, $MgCl_2$, $(NO_3)_2$ Ca, SO_4Zn oder Glycerin gesteigert war.

Eine spezifische Beeinflussung der Keulenform durch die zugesetzte chemische Substanz findet nicht statt. So treten z. B. gewundene Keulen auf $(NO_3)_2$ Ca-Kulturen ebenso häufig auf wie bei NaCl-Kulturen. Auf 3-prozentigem Biomalzagar habe ich (2 Fälle ausgenommen) keine Keulen gefunden. Bei dem einen Ausnahmefall war die Kultur in der Nähe der Keule durch *Penicillium* verunreinigt. Dadurch wurden offenbar die maßgebenden, abnormen Bedingungen geschaffen. Bei späteren Versuchen, bei denen + und — mit *Penicillium* zusammen auf 3-prozentigem

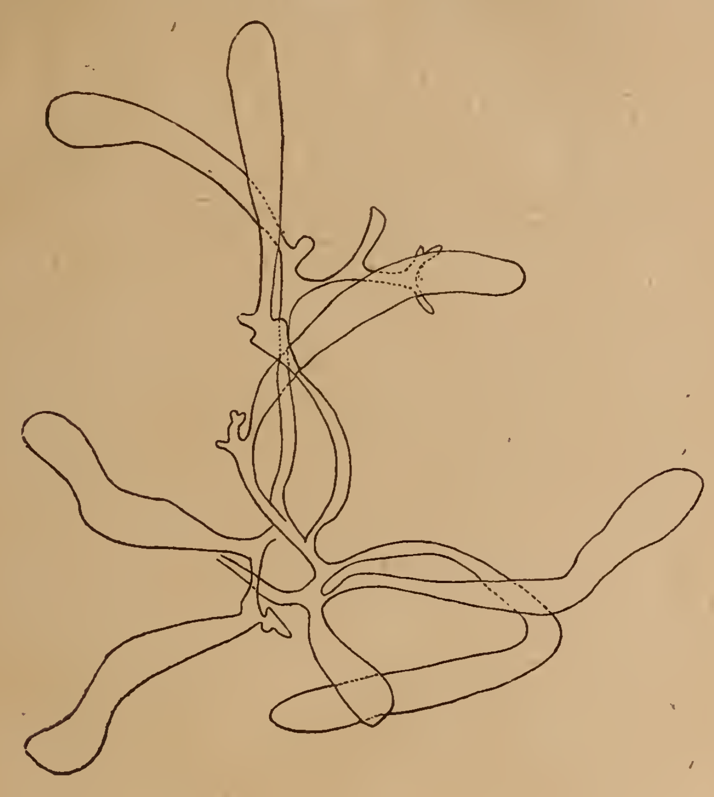


Fig 15.

Biomalzagar ausgesät wurden, konnte ich keine Keulen erzielen. In dem anderen angeführten Fall waren die Bedingungen, soweit bekannt, die normalen.

Von größter Bedeutung für die Beurteilung der Entwicklungsbedingungen, die die Keulen entstehen lassen, ist der Umstand, daß die Keulen nur in der Kontaktzone von + und — vorkommen; außerhalb dieser Region sucht man sie vergebens. Sät man + und — in getrennten Schalen auf NaCl-haltigen Nährböden aus, so entstehen keine Keulen. In der Kontaktzone von + und — sind sie unregelmäßig verteilt. Neben einzelstehenden beobachtet man Gruppen von 3—20 Keulen. Fig. 15 zeigt eine

kleine Keulengruppe. Das Auftreten der Keulen in und die Verteilung innerhalb der Kontaktzone kann sehr variieren. In Kulturen auf 3-prozentigem Biomalzagar + 0,5 Proz. $(NO_3)_2Ca$ findet man zuweilen bis zu 20 Keulen, während andere Schalen keine Keulen aufweisen trotz gleichen äußeren Bedingungen (Zusammensetzung und Menge des Nährbodens, Licht und Temperatur). Die Zahl der bei verschiedenem osmotischem Druck gefundenen Keulen wechselt, sie schwankt zwischen 0 und 50 pro Schale.

Ist die räumliche Beschränkung der Keulen auf die Kontaktzone einer Einwirkung der beiden Pilzregionen aufeinander, insbesondere einer spezifischen Wechselwirkung der beiden Geschlechtsrassen oder einer Nährstofferschöpfung des Substrates in der Kontaktzone zuzuschreiben?[1]) Zur Aufklärung dieser Frage wurden folgende Versuche angesetzt. Auf Nährböden, auf denen bei Aussaat von + und — zahlreiche Keulen entstehen, wie z. B. auf Biomalz + 1 Proz. NaCl und Biomalz + 1 Proz. $MgCl_2$, wurde + gegen + und — gegen — ausgesät. An der Kontaktzone entstanden niemals Keulen. Ferner wurde sowohl + als — von *Phycomyces* mit fremden Schimmelpilzen kombiniert[2]); auch diese Versuche verliefen, was die Keulenbildung betrifft, negativ. Phycomyces- und Mucor-Mycel wuchsen durcheinander, ohne daß man die hier behandelte Einwirkung aufeinander hätte beobachten können. Wachsen Penicillium- und Phycomyces-Hyphen gegeneinander, so tritt bei *Phycomyces* eine Wachstumshemmung ein; die Mycelspitzen schwellen an, bleiben aber auf dem Substrat, von Keulenbildung ist auch hier nichts zu finden. Kombinierte Versuche mit *Botrytis cinerea* gaben ebenfalls ein negatives Resultat. Daraus geht hervor, daß die Keulenbildung an der + und — Mycel trennenden Grenze nicht eine Wirkung der durch einen andern Organismus bewirkten Hemmung schlechthin sein kann, und daß ebenso wenig die durch das Wachstum eines (der gleichen oder einer anderen Species angehörenden) Partners bewirkte Erschöpfung des Nährbodens genügt, um *Phycomyces* zur Keulenbildung anzuregen. Vielmehr werden wir zu dem Schlusse geführt, daß die Keulenbildung auf eine Wirkung von Einflüssen besonderer Art zurückzuführen ist, welche nur das + Mycel auf das — Individuum ausübt und umgekehrt.

Eine weitere wichtige Frage ist die, ob man die Keulen in eine Reihe mit pathologischen Formen vegetativer Hyphen[3]) stellen soll, ob man sie als deformierte Gameten ansehen, oder sie für mißratene Sporangien erklären soll.

---

[1]) Bitter, Über das Verhalten von Krustenflächen beim Zusammenstoßen ihrer Ränder. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33. 1898. S. 47.)

[2]) Harder, Über das Verhalten von Basidiomyceten und Ascomyceten in Mischkulturen. [Diss.] Kiel 1911.

[3]) Vergl. Wehmer, Übergang älterer Vegetationen von *Aspergillus fumigatus* in Riesenzellen unter Wirkung angehäufter Säure. (Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. Bd. 31. 1913. S. 257.)

Ritter, Die giftige und formative Wirkung der Säuren auf die Mucoraceen und ihre Beziehung zur Mucorhefebildung. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 52. 1913. S. 351.)

Blakeslee entscheidet sich offenbar für das letztere, da er gewissen formalen Übereinstimmungen zwischen seinen Pseudophoren und den Sporangien entscheidende Bedeutung beimißt. Diese Übereinstimmungen sind allerdings nach meiner Auffassung nicht sehr wesentlich. Blakeslee spricht von einer Köpfchenzelle, die er sporangienartig auf den Keulen sich hat entwickeln sehen. Burgeff, der die Keulen als abortive Kopulationsäste ansieht, beobachtete in solchen Köpfchen auf den Enden von Keulen kugelige Sporen [1]. Auf meinen homothallischen und heterothallischen Kulturen habe ich solche „Pseudophorensporangien" nicht gefunden, wohl aber die von Blakeslee angeführten und beschriebenen (vergl. den Anfang des Abschnittes) köpfchenartigen Gebilde. Bei ihrer Untersuchung mußte auffallen, daß ihre Umrisse keineswegs so vollkommen gerundet sind, wie wir es bei umhäuteten, lebenden Zellen, nsbesondere auch bei Sporenbehältern, zu sehen gewöhnt sind,



Fig. 16.

daß ferner niemals eine Membran an ihnen zu erkennen ist, und daß trotz ihrem Plasmareichtum die Gebilde keine weitere Entwicklung erfahren. Die Beobachtung sowie die Erfahrung, die ich an andern Zellenformen desselben Pilzes (vegetatives Mycel) gemacht habe, führen mich zu dem Schlusse, daß es sich bei den Köpfchen nicht um Zellen, sondern um hüllenloses Protoplasma handelt, das auf dem Wege spontaner Plasmoptyse die Zellen verlassen hat und als erhärtete Masse auf dem Scheitel der Keule ein Sporangium vortäuscht Ob diese Deutung auch für die von Blakeslee beobachteten Köpfchen zutrifft, kann ich nicht mit Bestimmtheit entscheiden. Auf Grund der von ihm gelieferten Abbildungen möchte ich es allerdings für wahrscheinlich halten.

Ein zwingender Grund, die Keulen für abnorm gebildete Sporangienträger zu halten, die irgend ein Umstand in ihrer Entwicklung aufgehalten hat, kann hiernach nicht mehr vorliegen. Sehr erwägenswert erscheint mir dagegen die Möglichkeit, daß

[1]) Burgeff, a. a. O. 1914, S. 303.

die Keulen als gametenähnliche Gebilde zu bewerten sind. Hierfür spricht zunächst ein entwicklungsmechanisches Argument, nämlich die Tatsache, daß die Keulen immer nur an denjenigen Stellen und unter denjenigen Bedingungen entstehen, an den und unter welchen bei entsprechender Versuchsanstellung typische Gameten entwickelt werden. Ferner wird diese Vermutung durch morphologische Gründe gestützt. Die Keulen wiederholen in vielen Punkten die Formen, die von den Progameten her bekannt sind, ja sie können sogar in einigen Fällen in allen Einzelheiten mit ihnen übereinstimmen. Hierüber gibt ein Vergleich der in Figur 12 gezeichneten Keule mit den in Figur 3 dargestellten Gameten Aufschluß und ferner die in Figur 16 abgebildete, mit Dornen ausgestattete Keule. Ob man die in Keulen gelegentlich auftretenden Querwandbildungen in gleichem Sinne deuten und als unvollkommene Gametenbildung auffassen darf, muß dahingestellt bleiben. Jedenfalls ist wichtig, daß niemals an irgendwelchen Keulen weder Zygosporenbildung noch Anfänge zu einer solchen beobachtet worden sind.

III. Kapitel.

Bedingungen des Sexualaktes.

Phycomyces nitens gehört zu den heterothallischen Phycomyceten, mit andern Worten: Betätigung der Sexualität tritt nur dann ein, wenn ein Individuum der + Rasse mit einem der — Rasse zusammentrifft.

Mit diesem Zusammentreffen sind aber die Voraussetzungen für das Zustandekommen der Gameten und Zygosporen keineswegs schon vollständig genannt. Vielmehr müssen noch bestimmte äußere und gleichzeitig gewisse innere Bedingungen in den Zellen verwirklicht sein, damit es zur Zygosporenbildung kommt.

1) Äußere Bedingungen: Nachdem Klebs[1]) für zahlreiche Algen und Pilze gezeigt hat, daß die verschiedenen Fortpflanzungsmodi ein und derselben Species ganz verschiedene Bedingungen voraussetzen, und nachdem sich im besonderen hat zeigen lassen, daß *Sporodinia grandis*[2]), ein homothallischer *Phycomycet*, sich durch Kohlehydraternährung in der Zygosporenbildung fördern läßt, lag es nahe, zu prüfen, ob vielleicht bei *Phycomyces nitens* die Zygosporenbildung unterbleiben kann, wenn die äußeren Bedingungen vegetatives Wachstum und vielleicht auch Entwicklung von Sporangienträgern zulassen. Dieser Fall tritt in der Tat bei Verwendung von stark osmotisch wirksamen Medien ein.

Ich konnte z. B. zeigen, daß auf 3-prozentigem Biomalzagar + 1 Proz. $MnCl_2$ das Wachstum der Hyphen noch ganz gut vor sich geht, Sporangien werden gebildet, + und — Mycel erreichen sich, aber jegliche Anlage von Geschlechtsorganen bleibt aus. Es

[1]) Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896. S. 90—199.

[2]) Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35. 1900. S. 80.)

ist von Interesse, das Verhältnis des osmotischen Druckes zur Zygosporenbildung zu verfolgen; je höher jener steigt, desto mehr nimmt die Zygosporenbildung ab. Auf 3 prozentigem Biomalzagar gehören Progameten, die sich nicht weiter entwickeln, zu Seltenheiten. Setzt man steigende Mengen einer osmotisch wirksamen Substanz hinzu, so beobachtet man zunehmende Hemmung und vorzeitige Sistierung der Zygosporenbildung. Bei geringen Mengen des zugesetzten Salzes entstehen noch Zygosporen, ein Teil der Kopulationsanlagen kommt aber nur bis zur Gameten- und Dornbildung. Steigert man den osmotischen Druck weiter, so wird die Zahl der fertig ausgebildeten Zygosporen immer geringer, bis schließlich gar keine Zygosporen mehr entstehen. Die Sistierung der Entwicklung tritt dann nach der Gametenbildung oder schon vor dieser ein. Bei noch weiter gesteigerter Konzentration kommt es oft nur bis zur Knäuelbildung. Für verschiedene Konzentrationen einiger Salze sei hier der Grad der Sistierung angegeben.

Bei B[1]) + 1 Proz. und 2 Proz. NO_3K werden noch eine große Menge Zygosporen gebildet. Bei 3 Proz. NO_3K-Zusatz wird nur noch höchstens ein Zehntel der Anlagen zu Zygosporen. Auf 4 Proz. NO_3K-haltigem Biomalzagar kommen keine Zygosporen mehr vor. Gameten und Dornen werden noch gebildet, die Entwicklung bleibt aber meist schon nach der Progametenbildung stehen. Werden 5 Proz. NO_3K zugesetzt, so treten Gameten- und Dornbildung nur noch vereinzelt auf. Bei 6 Proz. NO_3K schließlich werden nur noch Progameten gebildet, und bei 7 Proz. tritt schon nach der Knäuelbildung Sistierung ein.

Für einige andere Salze seien nur ganz kurz folgende Befunde angeführt:

B + 0,5	Proz.	$(NO_3)_2Ca$	viele Zygosporen vorhanden, viele Anlagen nicht ausgebildet.
B + 1	„	„	die Hälfte der Zygosporenanlagen sistiert.
B + 1,5	„	„	einige Zygosporen.
B + 2	„	„	keine Zygosporen, keine Gameten, nur Progameten.
B + 1/4	„	$(NO_3)_2Mn$	Zygosporen reichlich, ungefähr wie auf B;
B + 1/2	„	„	einzelne Zygosporen. Sistierung auf allen Stadien.
B + 1	„	„	keine Zygosporen.
B + 1/2	„	$MnCl_2$	einzelne Zygosporen. Sistierung auf allen Stadien.
B + 1	„	„	keine Progameten, keine Knäuel.
B + 1	„	NaCl	über die Hälfte der Zygosporenanlagen fertig entwickelt.
B + 2	„	„	einzelne Zygosporen (bis zu 20) werden noch gebildet.
B + 3	„	„	keine Zygosporen, nur ganz vereinzelte Gameten. Progameten noch ziemlich zahlreich.

[1]) Für den Ausdruck 3-proz. Biomalzagar setze ich in den folgenden Angaben B.

B + 4 Proz.	NaCl	Knäuel und vereinzelt noch Progametenbildung.
B + 5 „	„	keine Progameten mehr.
B + 1 „	$(NO_3)_2Mg$	große Mengen normaler Zygosporen, mehr als auf B.
B + 2 „	„	etwa ein Zehntel der Zygosporenanlagen fertig entwickelt.
B + 3 „	„	keine Zygosporen, Gameten ganz vereinzelt.
B + 4 „	„	einige Progameten. Die Zahl der Progameten nimmt bei Zusatz von 4—6 Proz. immer mehr ab.
B + 1 „	$MgCl_2$	zahlreiche Zygosporen, mehr als auf B.
B + 2 „	„	etwa die Hälfte der angelegten Progameten reift zu Zygosporen.
B + 3 „	„	noch etwa 40 reife Zygosporen. Sistierung (der nicht fertigen Anlagen) meist schon vor der Gametenbildung.
B + 4 „	„	keine Zygosporen, keine Gameten, nur Progameten.
B + 5 „	„	nur vereinzelt Progameten.
B + 6 „	„	ganz vereinzelt einmal ein Progametenpaar.

Bei B + $^1/_{32}$ % SO_4Zn ist die Zygosporenproduktion etwas stärker als auf B, bei $^1/_{24}$ Proz. hat man den Eindruck einer gewöhnlichen Biomalzkultur.

B + $^1/_{16}$ Proz.	SO_4Zn	ca. 50 Zygosporen kommen noch zustande.
B + $^1/_6$ „	„	ca. 10—20 Zygosporen.
B + $^1/_4$ „	„	vereinzelte Progametenpaare.

Die zuletzt angeführte Substanz kommt in der genannten Konzentration allerdings weniger durch ihre osmotische Kraft als durch ihre chemische Wirkung in Betracht. Die Abnahme der Zygosporenzahl ist schon makroskopisch sehr gut zu erkennen. Sie läßt sich auch aus den beigefügten Negativen[1]) ersehen, auf denen die Zygosporen als weiße Punkte sichtbar sind. (Vgl. die Zygosporen in Fig. 14 a, b, c auf B + 1 %, 2 %, 3 % $MgCl_2$.)

Bei höheren Konzentrationen, bei welchen Zygosporen gar nicht mehr oder nur spärlich entstehen, ist das Wachstum der Hyphen noch durchweg normal. (Die Versuche mit SO_4Zn seien hier ausgeschaltet). Die Sporangiumträger kommen gut zur Entwicklung, wenn sie auch nicht so zahlreich und stattlich ausfallen wie in salzarmen Kulturen.

Bei der Steigerung des Turgordruckes durch Narkotika, z. B.

[1]) Die in Figur 17 (a—c, Taf. I) gezeigten Photodrucke wurden ebenso wie die weiter unten noch folgenden in der Weise hergestellt, daß ich mit einem Messer die obere, den Pilz tragende Schicht des Agars abschnitt, diese dünne Platte auf eine Glasplatte legte und eintrocknen ließ. Hiernach wurden bei Besonnung auf aufgelegtem Kopierpapier die Negative hergestellt, die meinen Figuren zu Grunde liegen.

Kampfer, Phenol, Thymol und Naphtalin wurde Ähnliches beobachtet. Diese Versuche wurden in der Weise angestellt, daß Kristalle der betreffenden Stoffe auf einem Deckglas auf das Substrat gelegt wurden (um eine unmittelbare Hydrodiffusion in den Nährboden zu verhindern), oder die einzelnen Stückchen wurden mittels Fett an dem oberen Deckel der Petrischale befestigt. Bei der Verwendung von Thymol äußerte sich das Gift in der Weise, daß in seiner Nähe sich nicht einmal Anlagen zu Zygosporen bildeten. An den Berührungsstellen von + und — ist dort nur steriles Luftmycel zu beobachten, dann kommt eine Zone mit Knäuelbildungen, in noch größerem Abstand folgen Progameten und Gameten und schließlich auch Zygosporen.

Wenn auch bei den meisten der angegebenen Versuche, bei denen der osmotische Druck erhöht worden war, das vegetative Mycel normal aussah (ausgenommen seien die Versuche mit SO_4Zn-Zusatz), waren die Verhältnisse doch nicht sehr günstig für die Entwicklung der Pilze, was auch an der Wachstumshemmung zu erkennen war und daran, daß die Sporangienträger nur in weit geringerer Zahl gebildet werden. Lassen sich nun vielleicht Bedingungen finden, unter denen üppiges vegetatives Wachstum eintritt, Zygosporenbildung aber unterbleibt? Klebs[1]) hat solche Bedingungen für *Sporodinia* angegeben. Namyslowski[2]) hat sie z. B. für *Zygorrhynchus* gefunden. Es kommen nach ihren Schilderungen besonders stickstoffreiche Nährsubstrate in Betracht. Namyslowski gibt z. B. an, daß *Zyg. Vuilleminii* und *Zyg. Moellerii* auf 5 und 10 Proz. Pepton üppiges, steriles Mycel entwickeln, aber keine Zygosporen bilden. Ähnliche Versuche stellte ich bei *Phycomyces* an. Auf 3-prozentigem Biomalzagar + 5 Proz. Pepton entwickelte sich das Mycel sehr gut. Es bildete sich eine erstaunlich große Zahl von Sporangienträgern. An der Berührungszone von + und — ging auf beiden Seiten das Wachstum zunächst weiter. + und — Hyphen wuchsen durcheinander, ohne daß vorerst Anlagen zur Zygosporenbildung zu erkennen gewesen wären. Es entstand dann ein dichtes Luftmycel an der Kontaktzone, zwischen dem zunächst keine Zygosporenanlagen beobachtet werden konnten, sodaß auch hier die Zygosporenbildung unterdrückt erschien. Nach einiger Zeit waren doch noch Zygosporenanlagen zwischen dem Luftmycel zu beobachten. Man erkennt sie am besten an der dottergelben Farbe, die die Progameten und Gameten um die Zeit der Fusion der Gameten haben (vergl. Einleitung), später dann an der dunkelbraunen Färbung der Zygosporen. Diese waren übrigens nur sehr gering an Zahl (5–8 auf einer Petrischale).

Die große Menge der Sporangien und die geringe Zahl der Zygosporen ließ die Frage stellen, ob es sich bei dieser Erscheinung um eine korrelative Wirkung handelt, derart, daß die zunächst

[1]) Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35. 1900. S. 80.)

[2]) Namylowski, Studien über Mucorineen. (Bull. intern. de l'acad. des scienc. de Cracovie. Cl. math. et nat. Sér. B. 1910. S. 477—520.)

gebildeten zahlreichen Sporangien die Entwicklung der Zygosporen beeinträchtigen.

Zur Behandlung dieser Frage wurden dieselben Versuche mit kleinen Abänderungen wiederholt, die bezwecken sollten, die Bildung und Entwicklung der Sporangien möglichst zu unterdrücken. Die Kulturschalen wurden zum Teil verkehrt gelegt, wodurch die Bildung der stark negativ geotropen Sporangienträger gehemmt wird, teils wurde das Mycel hinter den Spitzen mit Objektträgern bedeckt, oder es wurden endlich die sich eben entwickelnden Sporangienträger ausgerissen. Diese Unterdrückung der Sporangienträger und der Sporangien hatte keine Wirkung auf die Zahl der entstehenden Zygosporen, — es handelt sich also bei den oben geschilderten Prozessen nicht um eine korrelative Wirkung. Bei noch weiterer Steigerung des Peptongehaltes (bis zu 7 Proz.) entstanden keine Zygosporen mehr, auch nicht, wenn die Sporangienträgerbildung unterdrückt wurde. Das vegetative Wachstum war aber noch üppig, desgleichen die Sporangienbildung.

Wie mit steigender Konzentration die Bedingungen für die Zygosporenbildung schlechter werden, so werden sie auch durch herabgesetzte Ernährung ungünstiger. Auf reinem Agar vermögen + und — Sporen noch zu keimen und ein wenn auch nicht sehr kräftiges Mycel hervorzubringen, das Sporangien bildet. Zygosporen kommen aber nicht mehr zur Entstehung, sie werden nicht einmal angelegt. Setzt man dem Agar etwas Nährstoff zu, z. B. Biomalz, ($^1/_{128}$ Proz), so kommt es zur Zygosporenbildung. Die Zahl der Zygosporen bleibt aber bei geringem Malzzusatz immer sehr beschränkt und steigert sich erst bei besserer Nahrungszufuhr. Die Beschaffenheit der Zygosporenzone wird in einem besonderen Abschnitt behandelt werden.

2) Innere Bedingungen: Legt man von + und — Sporen Impfstriche an, derart, daß diese stark divergent verlaufen, so stellt sich heraus, daß dann, wenn die Mycelplatten einander erreicht haben, und die Bildung von Zygosporen erwartet werden kann, diese keineswegs überall gebildet werden. Die Zygosporenbildung unterbleibt vielmehr an denjenigen Stellen, an welchen der Abstand der Aussaaten 4 mm oder noch weniger beträgt. An diesen Stellen kommen nicht nur keine Zygosporen mehr zustande, sondern auch die Anlagen bleiben aus.

Wir beobachten an jenen Stellen nur eine große Menge kleiner Sporangienträger. Die Zygosporenanlagen beginnen erst da, wo die Aussaatstriche mehr divergieren. Die ersten gebildeten Progameten sind klein und spärlich und stellen ihre Entwicklung vor der Zygosporenbildung ein, teilweise vor, teilweise nach der Gameten- und Dornbildung und der Schwärzung der Progameten und Dornen. Einige wenige kommen bis zur Bildung von Zygosporen, die aber klein bleiben. Bei zunehmender Divergenz der Impfstriche werden dann die Zygosporen zahlreicher und auch größer. Die (Fig. 18, Taf. II) wiedergegebene Photographie gibt ein Beispiel für das Gesagte. Die ganz kleinen, weißen Punkte sind die Köpfe der

kleinen Sporangienträger, sie geben an ihrer dichtesten Stelle die größte Annäherung der beiden Impfstriche zu erkennen.

Von den Urmycelien, d. h. den Mycelien, die durch Keimung der in Zygotensporangien entstandenen Sporen hervorgehen, ist durch Blakeslee's und Burgeff's Untersuchungen bekannt geworden, daß sie ein gewisses Alter erreicht haben müssen, ehe sie sich sexuell betätigen können. Dieser Satz gilt, wie aus meinen Versuchen hervorgeht, auch für die anderen Mycele.

Zygosporenzone: Wenn die vorher erwähnten Bedingungen zur Zygosporenbildung erfüllt sind, erkennt man in einer Kultur, ob + und — Hyphen zusammengetroffen sind, daran, daß sich an der Berührungsstelle ein Streifen schwarzer Zygosporen bildet. So kann unter Umständen die Fläche einer Kulturplatte sich durch mannigfache polygonale Zeichnung feldern. Durch verschiedenartige Verteilung der Aussaat kann man die entstehenden geometrischen Figuren variieren. Die zwischen + und — Mycel entstehenden Zygosporenstreifen können, was ihre Breite und ihre Dichtigkeit und andere Eigenschaften betrifft, allerhand Unterschiede aufweisen, auf die in vorliegendem Abschnitt näher einzugehen ist.

Wenn sich die Zygosporenbildung auf eine schmale, strichförmige Zone zwischen dem + und — Mycel beschränkt, so können für die Erklärung dieser Erscheinung mehrere Möglichkeiten in Betracht kommen.

1) Die Zone, in welcher + und — Mycel zusammentreffen, bildet auch dauernd die Grenze der Verbreitung für beide Mycelarten. 2) Die Kontaktzone bedeutet nicht die Grenze der Verbreitung, vielmehr können auch Spitzen des — Mycels in das bisher vom + Mycel überwachsene Feld hinüberwachsen und umgekehrt; zur Zygosporenbildung aber kommt es außerhalb des erwähnten Sporenstreifens aus irgendwelchen Gründen nicht. Mit der Erörterung dieser beiden Möglichkeiten wird sich die Schilderung derjenigen Bilder verbinden lassen, die sich unter bestimmt variierten Kulturbedingungen erzielen lassen und von den auf Biomalzagar entstandenen abweichen.

Auf 3-prozentigem Biomalzagar hat die Zygosporenzone folgendes Aussehen. Bei paralleler Aussat der + und — Sporen bilden die Zygosporen einen schwarzen Streifen, der parallel zu den Aussaatstrichen verläuft. Die Zygosporenzone ist annähernd auf der ganzen Kulturschale gleich breit. Durchschnittlich wird dabei eine Breite von 4–5 mm erreicht. Da der Boden der Petrischalen meist nicht ganz plan ist, kommt es vor, daß der Nährboden nach der Mitte der Schale etwas dicker als am Rande ist. An den dünneren Stellen des Agars ist die Zahl der Zygosporen geringer als auf den dickeren Schichten, was sich ebenso in der Breite wie in der Dichte der Zygosporenzone äußert. Um möglichst gleichartige Bedingungen zu schaffen, wurden in jede Petrischale 25 ccm Nähragar gefüllt. Die Kulturen wurden unter den gleichen äußeren Bedingungen aufbewahrt.

Eine Änderung in der Ernährung bedingt auch eine solche

in der Zygosporenzone. Setzt man den Biomalzgehalt des Agars herab, so entsteht eine geringere Anzahl von Zygosporen. Für verschiedene Verdünnungen soll hier die Anzahl der Zygosporen, die auf der Kulturfläche entstanden, angegeben werden: Bei $^1/_2$ Proz. Biomalz entstanden ca. 92, bei $^1/_4$ Proz. 67, bei $^1/_8$ Proz. 53, bei $^1/_{16}$ Proz. 39, bei $^1/_{32}$ Proz. 20, bei $^1/_{64}$ Proz. 12, bei $^1/_{128}$ Proz. 4. Alle diese Zahlen stammen von Kulturen, die zu gleicher Zeit angesetzt worden waren; auf diesen Punkt hinzuweisen, ist wichtig, weil bei Wiederholung des Versuchs zu verschiedenen Zeiten — offenbar deswegen, weil die äußeren Bedingungen irgendwelche kleine Schwankungen erfahren hatten — das Resultat der Zählungen immer kleine Abweichungen ergibt. Diese Schwankungen waren aber keineswegs so groß, daß die Beziehungen zwischen Zygosporen und Biomalzgehalt jemals an Deutlichkeit verloren hätten.

Besonders breite und dichte Zygosporenzonen kann man auf 3-prozentigem Biomalzagar, dem bestimmte Salze in bestimmter Prozentation zugesetzt sind, erzielen. Es seien einige Beispiele dafür angegeben. Es wurde bei Zusatz der aufgeführten Salze folgende Breite des Zygosporenstreifens gemessen:

B[1]	+ 1 % $MgCl_2$	8—10 mm
B	+ 1,5 % NaCl	22—25 mm
B	+ $^1/_{2000}$ n SO_4Zn	12—15 mm
B	+ $^1/_{1000}$ n SO_4Zn	19—21 mm
B	+ $^1/_2$ % Harnstoff	9—10 mm
B	+ $^1/_2$ % Caseïn	5—6 mm
B	+ 1 % Pepton	5—7 mm
B	+ 15 % Dextrin	18—22 mm

Von der Beschaffenheit der Zygosporenzone sollen einige Abbildungen eine Vorstellung geben. Aus ihnen ist zu erkennen, daß die Dichtigkeit bei den einzelnen Salzen sehr verschieden ist. Bei Zusatz von $^1/_2$ Proz. Harnstoff oder Caseïn (Fig. 19, Taf. II) oder 1 Proz. Pepton liegen die Zygosporen dicht neben- und übereineinander, bei $^1/_{2000}$ n SO_4Zn dagegen liegen sie weit weniger gehäuft (Fig. 20, Taf. I). Bei den breiten Zygosporenzonen sind ferner Unterschiede in dem Grad der Entwicklung der Zygosporenanlagen und in der Beschaffenheit der Zygosporen zu beobachten.

Während auf 3-prozentigem Biomalzagar + 1 Proz. Pepton oder + $^1/_2$ Proz. Harnstoff oder Caseïn oder 1 Proz. $MgCl_2$ fast alle Anlagen zu Zygosporen werden, finden sich auf den Nährböden mit Dextrin- und NaCl-Zusatz (Fig. 21, Taf. I. B + 15 % Dextrin und Fig. 22, Taf. II B + 1,5 % NaCl) eine große Anzahl unfertig bleibender Anlagen. In den Photographien sind sistierte Zygosporenanlagen als matte, undeutliche Striche von den Zygosporen, die als weiße Punkte hervortreten, zu unterscheiden. Die Photographien lassen ferner die verschiedene Größe der Zygosporen (z. B. bei Zusatz von Harnstoff (Fig. 19, Taf. II) einer- und bei Dextrin (Fig. 21, Taf. I)

[1]) B = 3-prozentiger Biomalzagar.

andrerseits) erkennen. Eine mehr lokale Steigerung der Breite der Zygosporenzone und ihrer Dichtigkeit kann man durch Auflegen von bestimmten Verbindungen, z. B. stickstoffreichen bewirken. Diese wurden kurz vor oder bei der Berührung auf die Kontaktzone gelegt. Versuche dieser Art wurden ausgeführt mit Asparagin, Albumin, Alkalialbuminat und Thyrosin. In der Nähe der aufgelegten Substanzen wurde die Zygosporenzone dichter und breiter.

Wenn die Zygosporenzone auch, wie aus dem Gesagten hervorgeht, durch das Vorhandensein bestimmter Bedingungen sich verbreitern läßt, so bleibt die Breite doch in verhältnismäßig geringen Grenzen. Es fragt sich nun, warum bleibt die Breite der Zygosporenzone beschränkt?

Zunächst soll die erste im Anfang des Kapitels erwähnte Möglichkeit erörtert werden: Die Zone in der + und — zusammentreffen, bleibt dauernd die Grenze der Ausbreitung der Mycele. Dabei sind mehrere Fälle möglich. Entweder alle Hyphen werden vom entgegengesetzten Partner aufgefangen und kopulieren mit ihm, oder es tritt an der Kontaktzone eine Wachstumshemmung der nicht kopulierenden ein. Diese Wachstumshemmung könnte hervorgerufen werden durch den Mangel an Nährstoffen, die zur Bildung der Zygosporen verbraucht worden sind, oder durch giftige Stoffe, die bei der Bildung der Zygosporen entstehen.

Diese Möglichkeiten sollen kurz diskutiert werden. Daß alle Hyphen vom entgegengesetzten Partner aufgefangen werden und mit ihm kopulieren, ist offensichtlich nicht der Fall, denn die Zahl der vorhandenen + und — Hyphen übersteigt bei weitem die der gebildeten Zygosporen und Zygosporenanlagen. Die mikroskopische Untersuchung bestätigt, daß diese Erwägung nicht in Betracht kommt.

Eine andere Frage wäre es, ob die stoffliche Verausgabung, die einige Hyphen bei der Zygosporenbildung erfahren, so groß ist, daß sie die benachbart liegenden Hyphen unfähig zur Zygosporenbildung und sogar unfähig zu vegetativem Wachstum macht, und ob es gelingt, diese Wirkung aufzuheben.

Zur Untersuchung der Frage, ob Nahrungsmangel die Beschränkung der Breite der Zygosporenzone bedingt, wurde dem Substrat nach der Bildung der ersten Zygosporen neue Nahrung zugeführt. Dies geschah in der Weise, daß sterilisierte 3-prozentige Biomalzlösung mit der Pipette als schmaler Flüssigkeitsstreifen aufgesetzt wurde, oder die Petrischale wurde schräg gestellt und auf der + oder — Seite Lösung aufgeschichtet, die nach einem halben oder einem ganzen Tag abgeschüttet und erneuert wurde. Dieses Hinzufügen neuer Nahrung übte keinen besonderen Einfluß aus. Es entstanden wohl einige Zygosporen mehr, doch blieb die Zahl der Nachzügler gering (ca 8 auf einer Platte).

Ein weiterer Versuch lehrte, daß es wohl nicht der Entzug von Nahrungsstoffen sein kann, der die Beschränkung der Breite der Zygosporenzone verursacht. Von mehreren Kulturen wurden die Progameten und Gameten abpräpariert, am nächsten Tage hatten sich schon wieder reichlich neue Zygosporenanlagen gebildet. Diese wurden wieder entfernt. Bis zum folgenden Tage waren

nochmals neue Kopulationspaare entstanden, allerdings in etwas geringerer Zahl als nach den früheren Operationen. Die Anzahl der Zygosporenanlagen von den 3 Versuchstagen zusammen war beträchtlich größer als die Zahl der Zygosporen, die auf den nicht operierten Kontrollkulturen zu finden waren. Der durch die Kopulation und die Zygosporenbildung bewirkte Nahrungsentzug dürfte demnach nicht den Faktor abgeben, durch welchen bei ungestörter Entwicklung der Kulturplatten nach Ausbildung einer bestimmten Zahl von Zygosporen die Bildung weiterer Zygosporen verhindert wird.

Die größte Wahrscheinlichkeit hat meiner Meinung nach die Annahme für sich, daß bei der Ausbildung von Zygosporen giftige Stoffwechselprodukte zur Ausscheidung kommen, welche Wachstum der Hyphen und Fortsetzung der Gametenbildung inhibieren.

Welcher Art diese Wirkungen und die Bedingungen für ihr Zustandekommen sein mögen, bleibt vorläufig noch unklar. Nur soviel läßt sich sagen, daß unter bestimmten Umständen die wachstumshemmenden Wirkungen aufgehoben werden, und die Mycele auch dann sich gegenseitig durchwachsen können, wenn eine Zygosporenzone von normaler Qualität entwickelt worden ist.

Hierüber wäre folgendes zu berichten: Die Grenze zwischen den kopulierenden Mycelen bildet nicht immer eine Gerade. Es kommen Abweichungen vor: Durchbrüche durch die Zygosporenregion, die zur Verdoppelung und besonders breiten Stellen des Zygosporenstreifens führen. Vor dem dichten Zygosporenstreifen findet man dann einzelne Zygosporen verstreut, die auf einer Kulturschale nach der + und — Seite des eigentlichen Zygosporenstreifens liegen können, oder auf einer der beiden Seiten. Solche isoliert liegende Zygosporen zu beiden Seiten des dichten Streifens habe ich besonders häufig bei Kulturen mit SO_4Zn-Zusatz ($^1/_{16}$ Proz., $^1/_{32}$ Proz., $^1/_{36}$ Proz., $^1/_{72}$ Proz.) beobachtet, ferner nach Zusatz von 1 Proz. weinsaurem Kalium. Wenn diese vereinzelt stehenden Zygosporen sich nur auf einer Seite des Hauptzygosporenstreifens befinden, so kommt dadurch eine gewisse Polarität der Kontaktzone zustande. Eine Gesetzmäßigkeit derart, daß diese Zone in diesen Fällen stets nach der + oder stets nach der — Seite verbreitert wäre, konnte nicht festgestellt werden. Die Verhältnisse liegen also nicht so, daß bei einer bestimmten Zusammensetzung des Nährbodens ein Durchbruch der + Hyphen nach der — Seite erfolgt wäre oder umgekehrt. Bei 3-prozentigem Biomalzagar + 1 Proz. $MgCl_2$ wurden sowohl nach der + als der — Seite Zygosporen beobachtet, häufiger waren sie allerdings nach der — Seite. Sie kamen vor auf 3-prozentigem Biomalzagar mit 1 Proz. $MgCl_2$, mit 0,5 Proz. Asparagin, mit 1 Proz. weinsaurem Kalium oder mit 15 Proz. Dextrin Durchbrüche nach der + Seite wurden auf 3-prozentigem Biomalzagar und auf 3-prozentigem Biomalzagar + 1 Proz. $MgCl_2$ gefunden. Wie es einigen + resp. — Hyphen in einer Kultur gelingt, die Zygosporenzone zu durchbrechen, während an unter gleichen Bedingungen angesetzten Kulturen von einem Durchbruch nichts zu bemerken ist, diese Frage vermag ich nicht zu beantworten. Ich habe hier die Resultate von Versuchen

zusammengestellt, ohne aus ihnen folgern zu wollen, daß die bevorzugte Richtung des Durchbruches in gesetzmäßigem Zusammenhang mit der chemischen Qualität der dem Nährboden zugesetzten Salze stände.

Der Durchbruch der Zygosporenzone kann zuweilen zu ganz ungewöhnlicher Felderung der Kulturplatten, unter anderem zur Verdoppelung der Zygosporenzone führen, über die noch kurz berichtet werden mag: Kulturen auf 3 prozentigem Biomalzagar, die bereits Progameten und Gameten trugen, wurden unter eine Glasglocke von 800 ccm Rauminhalt gebracht, in der 5 ccm Äther verdunsteten. Nach einigen Tagen wurden die Kulturen aus der Ätheratmosphäre genommen. Einige Zygosporen hatten sich gebildet, ein großer Teil der angelegten Zygosporen war nicht fertig geworden. An den sistierten Progameten war häufig Umspinnung eingetreten. Nachdem die Kulturen zwei Tage in gewöhnlicher Atmosphäre gestanden hatten, ließ sich die Entstehung einer neuen

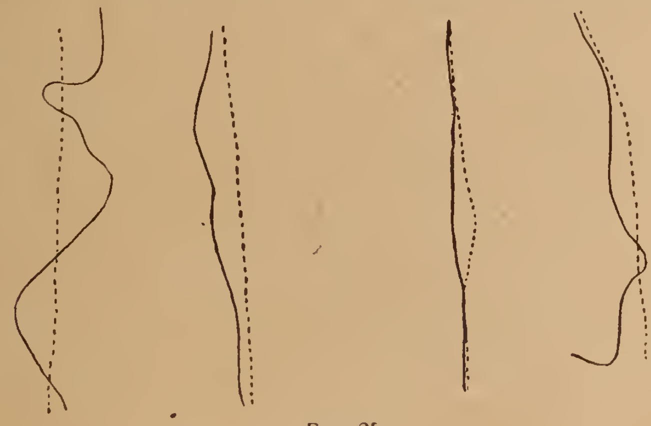


Fig. 25.

Zygosporenzone erkennen, die in zwei Fällen nach der —, in einem Fall nach der + Seite gerichtet war. Dieselbe Beobachtung machte ich bei einigen Kulturen, die in sauerstoffarmer Atmosphäre gestanden hatten. Einige Kulturen wurden, als das + und — Mycel etwa 5 mm voneinander entfernt waren, aus der Laboratoriumsluft in sauerstoffarme Luft gebracht. Vereinzelt entstanden Progameten und Gameten, Dornen nur in zwei Fällen. Unter gewöhnlichen Verhältnissen weiter kultiviert, bildete sich eine neue Kontaktzone nach der + Seite.

Mehrmals beobachtete ich diese Erscheinung bei Kulturen, die bereits einen Zygosporenstreifen besaßen und dann einige Zeit (50 Minuten bis 1 Stunde 20 Minuten) in den Thermostaten (57 Grad) gesetzt worden waren. Nach 3 Tagen war eine neue Zygosporenzone entstanden. Der Verlauf der Zygosporenzone soll für einige Fälle angegeben werden (Fig. 23, die ausgezogene Linie gibt die neue, die gestrichelte die alte Zygosporenlinie an). Auf genauere Beschreibung soll verzichtet werden; erwähnt sei nur,

daß der neue Zygosporenstreifen bald links, bald rechts der zu erst gebildeten Zone lag.

Einen weiteren Abschnitt will ich denjenigen Versuchen widmen, bei denen besonders breite Zygosporenzonen entstanden. Auf 3-prozentigem Biomalzagar wurden Parallelaussaaten von + und — Sporen gemacht und unmittelbar nach der Aussaat unter eine Glocke gestellt, in die 5 Sek. lang Leuchtgas eingeströmt war. Die Kulturen wurden 13—18 Tage in dieser Leuchtgasatmosphäre gelassen und dann in gewöhnlicher Atmosphäre weiter kultiviert. Beim Herausnehmen aus der Leuchtgasatmosphäre zeigte sich folgendes: + und — Sporen waren gekeimt, und die Mycele hatten sich gegenseitig erreicht. Bei einigen Kulturen waren an der Berührungszone neben Luftmycel auch Progameten, Gameten und einige Zygosporen entstanden, die normal aussahen. Ein Teil der Progameten war nicht weiter entwickelt, sondern abgestorben und zeigte starke Umspinnung von Hyphen. Nachdem die Kulturen 4 Tage in gewöhnlicher Atmosphäre gehalten worden waren, zeigte sich folgendes Bild: Zahlreiche Zygosporen waren entstanden; aber sie lagen nicht wie auf 3-prozentigem Biomalzagar unter normalen Bedingungen dicht in einem schmalen Streifen zusammen, sondern auf einer breiten Zone und in weiterem Abstand voneinander. Die in Fig. 24, Taf. II, wiedergegebene Photographie soll eine Vorstellung von der Verteilung geben. Wiederholungen des Versuches gaben entsprechende Bilder. Einmal wurde bei diesen Versuchen eine polare Ausbildung der Zygosporenzone beobachtet. Die Polarität sprach sich darin aus, daß von der Linie des anfänglichen Kontaktes aus nach der Seite des + Mycels hin eine stärkere Verbreiterung des Zygosporenstreifens erkennbar war, als nach der — Seite hin. Wodurch bei diesen Kulturen die Breite der Zygosporenregion bedingt wird, ist schwer anzugeben. Eine Möglichkeit wäre folgende: dadurch, daß nur einzelne Zygosporen in der Leuchtgasatmosphäre gebildet werden, gelangen nicht so viel giftige Stoffe zur Abscheidung in den Agar, + und — Hyphen wachsen eine Strecke weit durcheinander; die äußeren Bedingungen sind aber für die Zygosporenbildung nicht günstig, deshalb kopulieren die Hyphen nicht. Bei Überführung in gewöhnliche Atmosphäre bessern sich die Bedingungen zur Zygotenbildung, und die Hyphen kopulieren miteinander. Immerhin sind das nur Vermutungen, Beweise dafür sind nicht zu erbringen Zusammenfassend müssen wir sagen, daß die Frage nach den Faktoren, welche die Breite und Gestalt der Zygosporenzone bestimmen, sich nicht befriedigend hat beantworten lassen.

IV. Kapitel:

Untersuchungen an homothallischem Mycel.

Blakeslee und Burgeff ist es gelungen, Zygosporen von *Phycomyces nitens* zur Keimung zu bringen. Sie konnten zeigen, daß das bei der Keimung entstehende Sporangium dreierlei Sporen

enthalten kann: +, — und neutrale Sporen, d. h. solche, die die Eigenschaften der + und — Sporen in irgend einer Weise gemischt zu enthalten scheinen. Bei der Keimung der neutralen Sporen entsteht ein Mycel, das man als homothallisch bezeichnet hat. Im Gegensatz zu den heterothallischen Mycelen ist es imstande, ohne Anteilnahme eines fremden Mycels seine eigenen Hyphen paarweise zur Gameten- und Zygosporenbildung[1]) zu bringen. Das homothallische Mycel, das Blakeslee[2]) und Burgeff[3]) bereits beschrieben haben, unterscheidet sich vom heterothallischen weiterhin durch den Mangel an Sporangienträgern und ist makroskopisch bereits an einem dichten Filz von Pseudophoren erkennbar. Blakeslee's Pseudophoren sind eigenartig gewundene Gebilde, die bereits im zweiten Kapitel der vorliegenden Arbeit als Keulen eingehend beschrieben worden sind. Nachfolgend werde ich versuchen, einige neue Beiträge zur Kenntnis des homothallischen Mycels zu bringen.

Gewinnung des homothallischen Mycels: Zur Gewinnung von homothallischem Mycel war keimendes Zygosporenmaterial erforderlich. Um es zu erhalten, verfuhr ich wie Burgeff[4]). Mitte Juni wurden + und — nebeneinander in Reagenzgläsern ausgesät, die ich zur Unterdrückung der Sporangienträger mit einem festen Wattestopfen verschlossen hatte. Die Kulturen wurden im Dunkeln aufbewahrt. Anfang September (9. XI.) wurden Zygosporen, von denen die Dornen in sterilem Wasser abpräpariert worden waren, auf Leitungswasseragar ausgelegt. Ende September (nach 20 Tagen) waren bereits 12 von 15 (80 Proz.) gekeimt. Eine Zygote keimte später, die zwei andern überhaupt nicht. Bei späteren Aussaaten keimten meist 100 Proz., vielleicht weil den Zygosporen eine längere Ruheperiode gegönnt worden war. Nach wieviel Tagen die Keimung erfolgte, soll folgende Angabe zeigen:

Zygosporen ausgelegt am 11. X.; gekeimt 100 Proz. und zwar je eine am: 22. X., 23. X., 23. X., 23. X., 23. X., 23. X., 24. X., 24. X., 26. X., 26. X., 28. X., 30. X., 6. XI.

Ausgelegt am 12. X.; gekeimt 100 Proz. und zwar: 22. X., 22. X., 22. X., 22. X., 23. X., 23. X., 24. X., 24. X., 24. X., 24. X., 24. X., 25. X., 25. X., 25. X., 26. X., 28. X., 28. X., 28. X., 28. X., 28. X., 28. X., 18. XI.

Ausgelegt am 25. X.; gekeimt 100 Proz. und zwar: 10. XI., 16. XI., 17. XI., 17. XI., 17. XI., 17. X., 18. XI., 19. XI., 19. XI., 19. XI., 20. XI., 23. XI., 23. XI., 23. XI., 24. XI., 25. XI., 25. XI., 26. XI., 28. XI., 29. XI., 29. XI., 29. XI., 5. XII.

Um aus den keimenden Zygosporen homothallisches Mycel zu gewinnen, wurden zwei Wege eingeschlagen. Entweder wurde solches durch Isolierung aus der Sporenaussaat eines Zygotensporangiums oder aus dem Mycel eines vegetativ ausgewachsenen Zygotensporangiumträgers erhalten. Im ersten Fall wurde folgen-

---

[1]) Die so entstandenen Zygosporen sollen im folgenden als Binnenzygosporen bezeichnet werden.

[2]) a. a. O. 1906, S. 13.

[3]) a. a. O. 1914, S. 299.

[4]) a. a. O. 1915, S. 354.

dermaßen verfahren: Das Sporangium einer gekeimten Zygote wurde in steriles Wasser gebracht und die Sporen durch Schütteln in ihm verteilt. Die sporenhaltige Flüssigkeit wurde dann über eine oder zwei große Petrischalen gegossen. Das homothallische Mycel, das bei meinen Aussaaten bis auf wenige Ausnahmen auf jeder Schale zu finden war, fiel sofort durch den Reichtum an Keulen, die ein samtartiges Aussehen der Kulturfläche verursachen, auf. Oft waren nur 2, 4 oder 5 solcher Felder zu beobachten. Für einige Fälle wurde ausgerechnet, welche Fläche das homothallische Mycel im Vergleich zu den heterothallischen, keulenlosen Anteilen bedeckte. Die Zahlen lassen erkennen, in wie weiten Grenzen das Verhältnis schwanken kann: 1:84, 1:51, 1:33, 1:2. Der letzte Fall, bei dem die Hälfte der Schale von homothallischem Mycel bedeckt war, stellte bei meinen Kulturen bei dieser Versuchsreihe den höchsten von mir ermittelten Prozentsatz der Entwicklung von homothallischem Mycel dar. Dabei darf in Erinnerung gebracht werden, daß sämtliche Kulturen sich von Zygosporen der nämlichen Schale ableiteten. Ob wirklich der Prozentsatz, der in einem Sporangium enthaltenen neutralen Sporen so stark schwankt, wie die hier angeführten Zahlen vermuten lassen könnten, wurde nicht untersucht. Festgestellt wurde nur, daß zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit von homothallischem und heterothallischem Mycel kein nennenswerter Unterschied besteht.

Der zweite Modus, der zur Gewinnung von homothallischem Mycel diente, war folgender: die Sporangienträger wurden bald nach der Keimung, noch ehe sie zur Bildung eines Sporangiums schritten, vom Leitungswasseragar, auf dem sie zur Keimung ausgelegt waren, auf Biomalzagar übertragen und mit einer dünnen Schicht Agar bedeckt. Die Schale wurde umgelegt (Deckel nach unten). Dieses Verfahrens hat sich bereits Burgeff[1]) bedient. Da die Sporangienträger stark negativ geotrop sind, werden sie durch diese Maßnahme in der Bildung eines Sporangiums gehemmt und wachsen vegetativ aus. In einigen Fällen unterblieb die Mycelbildung. Der Sporangiumträger wuchs unter dem Agarstückchen heraus und bildete ein Sporangium. In weitaus den meisten Fällen aber kam es zur Mycelbildung, und zwar entstanden erst einige dicke Mycelschläuche, aus denen dann zartere hervorgingen. In vielen Fällen bildete sich an der Zygospore noch ein neuer Keimschlauch. Nach Burgeff sollen die dicken Schläuche, das Promycel, diploid sein und die schmalen Hyphen haploid. Das ist jedoch eine nicht erwiesene Annahme, für deren Richtigkeit das Vorhandensein zahlreicher Übergänge nicht gerade spricht. Bei Burgeff's Versuchen sind nur 50 Proz. der Zygotensporangienträger vegetativ ausgewachsen, die anderen gingen nach Bildung von schwachen Mycelanfängen zu Grunde. Bei meinen Versuchen war der Prozentsatz der sich nicht entwickelnden Kulturen beträchtlich geringer (5—10 Proz.). Die auf diese Weise entstehen-

[1]) a. a. O. 1915, S. 412.

den Mycele trugen bei meinen Versuchen bis auf 3 Ausnahmen Keulen, und zwar war meist die ganze Schale mehr oder weniger dicht mit solchen bedeckt. Das aus vegetativ bleibenden Sporangienträgern gewonnene Mycelmaterial ist insofern bezüglich seiner sexuellen Qualitäten schwer zu beurteilen, als unter ihm flockenlose Anteile vorkommen können, d. h. solche, die auf dieses Symptom hin als heterothallisch anzusprechen nahe liegen könnte. Dieselbe Vermutung wird auch dadurch gestützt, daß die Bildung von Sporangien, die nach Blakeslee den homothallischen Mycelen abgehen soll — wir kommen später auf diese Frage noch zurück — in den vorliegenden Kulturen keineswegs fehlten und manchmal sogar recht kräftig sich entwickelten. Da es nun für meine weiteren Versuche von großem Wert war, nachweisbar unvermischtes homothallisches Mycel zu kultivieren, glaubte ich, von den kleinsten zur Impfung noch geeigneten Anteilen ausgehen zu sollen. Ich isolierte unter dem Mikroskop einzelne Keulen, die eben durch ihre Form als Anteile des durch sie gekennzeichneten homothallischen Mycels sich erwiesen, und übertrug sie auf frische Agarplatten. Isolierte Keulen wachsen auf Biomalzagar leicht aus und liefern die gewünschten homothallischen Mycele. Zur Weiterkultur wurden nur solche Mycele benutzt, die einwandfrei aus einer einzigen Keule stammten.

Eigenschaften der homothallischen Mycele: Das sexuelle Verhalten der homothallischen Mycele lehrt, daß gewisse Eigenschaften, welche bei den heterothallischen Mycelen auf die + und — Individuen verteilt erscheinen, in ihnen gemischt enthalten sind. Burgeff stellt sich die Dinge so vor, daß die Träger dieser Qualitätenmischung durch die Methoden des Cytologen dem Auge des Mikroskopikers unmittelbar zugänglich gemacht werden können und glaubt, sie im wesentlichen durch die Verteilung der + und — Kerne im Plasma der Hyphen erklären zu können. Daß die Dinge wirklich so relativ einfach liegen, wie die Theorie annimmt, will mir nicht recht wahrscheinlich vorkommen. Auf alle Fälle lehrt der Augenschein, daß die „Mischung“ sehr verschieden ausfallen kann. Die homothallischen Mycele sind untereinander keineswegs gleichwertig, sondern können sich in mehr als einer Beziehung voneinander unterscheiden. Auf solche Unterschiede ist bereits von Blakeslee hingewiesen worden. Er wies nach, daß manche homothallischen Mycele nicht mit + oder — kopulieren, andere dagegen mit +, noch andere mit —.

Ähnliches hat auch Burgeff beobachtet. Zu diesen die sexuelle Affinität betreffenden Unterschieden kommen noch andere, zum Teil sehr auffällige. Die Abstufung der Qualitätenmischung ist eine derartige, daß eine in dieser Richtung geleitete, intensive Bearbeitung der homothallischen Mycele wahrscheinlich mit einer noch erheblich größeren Zahl von Formen, als sie von mir isoliert worden sind, bekannt machen würde. Ich muß es mir versagen, auf alle von mir beobachteten Eigenschaften und Qualitätenmischungen der von mir kultivierten Mycele einzugehen, da die Ausdehnung, die meine Kulturserien annahmen, den Rahmen meiner

Untersuchung enger zu wählen nötigte, und daher viele der von mir isolierten homothallischen Mycele nicht auf sämtliche Eigenschaften geprüft werden konnten. Ich werde mich darauf beschränken, an einigen Mycelen das soeben Angedeutete näher auszuführen.

Die in meinen Versuchsprotokollen mit I_1 und I_2 bezeichneten Mycele stammen aus der Sporenaussaat eines Zygotensporangiums, die mit L_1 und L_2 und L_3 bezeichneten sind aus dem Mycel ein und desselben vegetativ ausgewachsenen Zygotensporangienträgers isoliert worden. Die verschiedenen Mycele wurden unter möglichst gleichen äußeren Bedingungen kultiviert (gleiche Zusammensetzung und gleiche Menge des Nährbodens). Zwischen den einzelnen Mycelen ließen sich makroskopische und mikroskopische habituelle Unterschiede beobachten, die sich in verschiedener Größe und Form der Keulen aussprechen, ferner in ihrer Verteilung, d. h. sie stehen dicht oder weniger dicht und sind regelmäßig oder unregelmäßig angeordnet.

Das Mycel von L_1 ist sehr dicht- und kleinflockig; die einzelnen Keulen tragen reichlich sekundäre Auswüchse und sind koralloid verzweigt. Sie sind mit viel Luftmycel untermischt und bedecken gleichmäßig die Kulturschale. L_2 ist dichtflockig, die einzelnen Keulen sind größer als die von L_1, und ihre Verteilung ist nicht ganz so gleichmäßig wie bei I_1, I_2 und L_1. L_3 steht etwa zwischen L_1 und L_2.

Die I-Mycele waren nicht so koralloid verzweigt und besaßen im Gegensatz zu den L-Kulturen weniger Luftmycel. Bei Platten-Aussaaten erschien ihr Mycel dadurch gelblicher. Wesentliche Unterschiede waren zwischen den Mycelen, die aus Sporen und denjenigen, die aus vegetativ ausgewachsenen Zygotensporangienträgern stammten, nicht vorhanden. Diese waren nicht größer als die, welche die aus einem Sporangium gewonnenen homothallischen Mycele zeigten.

Zu diesen Unterschieden in der Dichtigkeit und Verteilung der Keulen können noch solche kommen, die auf der Bildung von Sporangienträgern beruhen. Wenn auch der Mangel an Sporangienträgern in gewissem Sinne charakteristisch für homothallische Mycele ist, wie Blakeslee anführt, so darf damit doch nicht gesagt werden, daß bei jenen überhaupt keine Sporangienträger entstehen. Zunächst fehlen sie allerdings, stellen sich aber beim Älterwerden der Kultur ein. Meist sind sie sehr klein, sodaß sie die Keulen nicht oder kaum überragen. In andern Fällen, d. h. bei andern Vertretern des homothallischen Formenkreises, entstehen bei zunehmendem Alter schwache Sporangienträger, die etwa 2 cm hoch werden. Bei noch anderen entstehen schließlich auch größere, kräftigere Sporangienträger. In der Zeit, die bis zur Sporenbildung vergeht, können also Unterschiede liegen. Bei den zur näheren Schilderung ausgewählten Mycelen liegen die Verhältnisse folgendermaßen: I_1 und I_2 tragen nach 38 Tagen nur ganz kleine Sporangienträger, die nicht größer als die Keulen sind. Bei L_1 sind nach 28 Tagen viele größere Sporangienträger am

Rand der Schale zu beobachten, und nach 38 Tagen ist die ganze Schale mit Sporangienträgern bedeckt. L_2 trägt nach derselben Zeit auch Sporangienträger, aber nicht so zahlreich. Bei L_3 sind nach 38 Tagen ca. 20 Sporangienträger vorhanden, die ziemlich am Rand der Schale stehen.

Schließlich wäre auf diejenigen Unterschiede zurückzukommen, welche in der sexuellen Affinität der Mycele sich aussprechen. Nicht alle homothallischen Mycele können insofern als neutral angesprochen werden, als nicht wenige von ihnen befähigt sind, mit heterothallischem Mycel (+ oder −) Zygosporen zu bilden. Bei den 5 herausgegriffenen Mycelen lagen die Verhältnisse folgendermaßen: I_1 und I_2 waren streng neutral und reagierten weder mit + noch mit —, bildeten dagegen Binnenzygosporen, und zwar zeigte die I_2-Kultur 2, die I_1-Kultur 5 Zygosporen; auf Biomalzagar habe ich bei L_1, L_2 und L_3 keine Binnenzygosporen beobachten können. L_1 und L_3 ergaben Zygosporen mit + Mycel, das homothallische Mycel hatte demnach — Charakter. — Nach meinen Erfahrungen sind die homothallischen Mycele, die zur Sporangienbildung befähigt sind, hinsichtlich ihrer sexuellen Eigenschaften dadurch gekennzeichnet, daß sie im Gegensatz zu den sporangienlosen Formen zur Zygosporenbildung mit einem heterothallischen Partner befähigt sind.

Veränderungen durch äußere Faktoren: Alles bisher Gesagte bezieht sich auf das Verhalten der homothallischen Mycele unter den üblichen, oben wiederholt genannten Kulturbedingungen. Es bleibt die Frage zu erörtern, ob nach Änderung der äußeren Verhältnisse Veränderungen eintreten, ob sich z. B. die Sporangienträgerbildung willkürlich hervorrufen, oder ob sie sich wenigstens beschleunigen läßt, ferner ob man die Zahl der Binnenzygosporen steigern kann.

Schon früher wurde hervorgehoben, daß das homothallische Mycel im allgemeinen keine größeren Sporangienträger besitzt, daß diese, wenn überhaupt welche gebildet werden, erst in alternden Kulturen entstehen.

Meine Versuche haben gezeigt, daß die Sporangienträgerbildung bedeutend früher eintreten kann, wenn Gifte oder osmotisch wirksame Substanzen zugesetzt werden, und daß die Sporangienträgerbildung auch an Mycelen hervorgerufen werden kann, die selbst nach 40 Tagen unter normalen Verhältnissen keine großen Sporangienträger zu bilden vermochten. Diese Tatsache spricht gegen die Annahme [1]), daß neutrale Mycelien sich durch reichliche Keulenproduktion erschöpfen. Die Gifte wurden, wenn das Mycel einen Durchmesser von 40—50 mm erreicht hatte, in fester oder flüssiger Form aufgetragen und zwar in geringer Entfernung vom Mycelsaum. Es waren dabei folgende Wirkungen zu beobachten: die unmittelbare Umgebung der aufgelegten Substanz ist je nach der Stärke der Giftwirkung gar nicht oder nur schwach bewachsen. Darauf folgt eine Zone, die nur ganz wenige, sehr kleine Keulen

[1]) Vgl. z. B. Burgeff a. a. O. 1914, S. 303.

trägt, die makroskopisch kaum wahrzunehmen sind. Hierauf folgen dann um die Auflegestelle herum die Sporangienträger.

Bei diesen Versuchen stellte sich heraus, daß auch hinsichtlich der Reaktion auf chemische Agentien die verschiedenen homothallischen Mycele sich verschieden verhalten: die Zeit, welche nach dem Auftragen der Stoffe bis zur Produktion der Sporangien verstreicht, ist verschieden.

Liegen Mycele vor, welche auch unter den üblichen Kulturbedingungen bereits Sporangienträger zu bilden imstande sind, so wird durch das geschilderte Verfahren nur eine Beschleunigung der Fruchthyphenbildung veranlaßt. Es liegt nahe, diese Wirkung für eine korrelative zu halten und die durch die Gifte herbeigeführte Wachstumshemmung als die Veranlassung der beschleunigten Fruktifikation anzusprechen. Ob diese Auffassung denjenigen Mycelen gegenüber sich rechtfertigen ließe, welche auf Biomalzagar überhaupt nicht zur Fruktifikation kommen, durch chemische Reizmittel aber wohl zu einer solchen gebracht werden können, bleibt dahingestellt.

Das Verhalten verschiedener Kulturen den Giften gegenüber war insofern ein verschiedenes, als auch bei Verwendung derselben Substanzen die Zeit, welche zwischen dem Auflegen der Stoffe und der Sporangienträgerbildung verstrich, nicht die gleiche war. Außerdem liefert die Verteilung der Sporangienträger auf der Kulturfläche verschiedenartige Bilder: entweder die Sporangienbildung schreitet kontinuierlich vom Zentrum des Diffusionsfeldes vorwärts, oder die Sporangien entstehen zunächst an der Vergiftungsstelle, hiernach am Rand der Schale, schließlich auf der ganzen Kulturfläche. Ob es sich bei diesen Unterschieden um eine weitere Kategorie von Merkmalen handelt, durch die sich verschiedene homothallische Mycelstämme voneinander unterscheiden können, muß zweifelhaft erscheinen. Von einer näheren Prüfung wurde Abstand genommen, da Unregelmäßigkeiten in der Verteilung der Substanzen und manche andere Fehlerquellen sich nur schwer hätten ausschließen lassen; daher glaube ich auch, von einer eingehenderen Schilderung der beobachteten Unterschiede absehen zu dürfen.

Nachfolgend gebe ich die Liste der von mir verwandten Substanzen, die, abgesehen von Glycerin und Kalilauge, in fester Form aufgetragen wurden. Über die starke, schwache und mittelstarke Wirkung gibt die Zahl der x Auskunft.

A. Organische Substanzen: Kampfer xx, Naphtalin xx, Thymol x, Karbolsäure x, Zitronensäure xx, zitronensaures Kupfer x, Cadmiumacetat —, Zinkacetat x, Uranacetat —, Natriumsalycilat xx, Pikrinsäure xx, Chinin x, Chininsulfat sehr schwach, Glycerin x, Eosin x, Erythrosin x, Malachitgrün x.

B. Anorganische Substanzen: Natriumchlorid xxx, chlorsaures Kalium x, Kalilauge xx, Ferrocyankalium xxx, Kaliumjodid xx, Kaliumbichromat x, Chromalaun —, Calciumnitrat xxx, Cadmiumjodid xx, Zinksulfat nur Zwergsporangienträger, Ferrophosphat —, Kobaltammonsulfat xx, Manganchlorür xx, Mangannitrat xx, Silber-

nitrat —, Kupfersulfat xx, Calciumsulfat —, reiner Quarzsand —. Die Versuche mit der letzten Substanz wurden zur Kontrolle angesetzt, um zu ermitteln, ob schon aufgelegte Fremdkörper allein wirksam sind, oder ob ihre chemischen Eigenschaften den wirksamen Faktor abgeben.

Da sich bei der Kultur der heterothallischen Mycele gezeigt hatte, daß durch Zusetzen von Pepton die Sporangienbildung gefördert werden kann, lag die Frage nahe, ob auch bei homothallischem Mycel sich eine ähnliche Wirkung erreichen ließe. Die Versuche zeigten, daß bei Zusatz von Pepton allein keine nennenswerte Steigerung der Sporangienbildung herbeigeführt wird, wohl aber, wenn außer Pepton noch NaCl dem Nährboden zugefügt wird.

Aus meinen Protokollen will ich wenigstens für einige Mycele angeben, in welcher Zeit Sporangienträgerbildung erfolgte.

Auf B + 1 % Pepton				auf B + 1 % Pepton + 2 % NaCl		
I_1	nach	30 Tagen	—	nach	8 Tagen	einige
I_2	„	30 „	—	„	16 „	„
L_1	„	24 „	einige	„	10 „	„
L_2	„	20 „	„	„	9 „	Schale bedeckt
L_3	„	10 „	„	„	8 „	viele.

Binnenzygosporen: Bei der Beschreibung der homothallischen Mycele wurde schon hervorgehoben, daß es unter ihnen Formen gibt, die Binnenzygosporen erzeugen, während andere nicht imstande sind, solche zu produzieren. Blakeslee hat betont, daß die Entstehung von Zygosporen an homothallischem Mycel sehr selten ist, und daß die Zygosporenanlagen meist unfertig bleiben. Bei seinen Kulturen hat Blakeslee nie mehr als 3 solcher Binnenzygoten zählen können. Einige der von mir kultivierten homothallischen Mycele lieferten keine Binnenzygosporen, andere dagegen trugen mehr als 3, — also mehr als die höchste Anzahl, die von Blakeslee beobachtet wurde. Unter normalen Verhältnissen auf 3-prozentigem Biomalzagar habe ich bis zu 10 Zygosporen beobachtet.

Blakeslee hat nach Mitteln gesucht, um die vorzeitige Sistierung der Entwicklung der Zygosporenanlagen aufzuheben und die Zahl der Zygosporen zu steigern. Seine Versuche führten jedoch zu keinem positiven Ergebnis. Experimente, die mit heterothallischem Mycel auf stickstoffreichen Nährböden gemacht wurden — darüber wird noch im folgenden Kapitel berichtet werden — gaben Anlaß, das Verhalten von homothallischem Mycel hinsichtlich der Zygosporenbildung auf Peptonnährböden zu beobachten. Es zeigte sich dabei, daß auf 3-prozentigem Biomalzagar + 1 Proz. Pepton, einem Nährboden, auf dem heterothallische Mycele entgegengesetzter Rassen reichlich Zygosporen bilden, die Produktion der Binnenzygosporen gesteigert wird. Für die I- und L-Kulturen seien Zahlen angegeben. I_1 bildete 13, I_2—16, L_1—5, L_2 — , L_3 —. Bei I_1 und I_2 war die Zahl der Zygosporen gegenüber der auf Biomalzagar gesteigert. Bemerkenswert ist, daß L_1, bei dem auf

Biomalzagar niemals Bildung von Binnenzygosporen beobachtet wurde, auf peptonhaltigem Nährboden 5 hervorbrachte.

Variabilität: Einer weiteren Gruppe von Versuchen lag die Frage zugrunde: sind die Eigenschaften der homothallischen Mycele konstant, oder treten bei Kultur durch mehrere Generationen Veränderungen ein? Burgeff hat gezeigt, daß die Entmischung der in einem Phycomycesmycel enthaltenen Qualitäten derart erfolgen kann, daß selbst benachbarte Äste deutlich verschiedene Eigenschaften aufweisen [1]. Vorstellbar wäre es ferner, daß schon bei einem Mycelast, d. h. bei den Produkten eines Vegetationspunktes eine Veränderung der Eigenschaften einträte. Die Mannigfaltigkeit der von mir kultivierten Mycele ließ daher die Möglichkeit in Erwägung ziehen, ob — ähnlich wie verschiedene Mycelstämme sich voneinander unterscheiden — auch die von einer Kultur sich herleitenden Mutter-, Tochter-, Enkelkulturen Verschiedenheiten aufweisen.

Von den Stammkulturen ausgehend, habe ich ausgedehnte Kulturserien angelegt, die ich durch Übertragung kleiner Mycelsaumstückchen gewann, die noch keine Sporangien trugen. Die Untersuchung der Tochter- und Enkelkulturen auf die im vorigen Abschnitt genannten Merkmale hin führte zu beachtenswerten Beobachtungen über die Variabilität der homothallischen Mycele.

Ich werde mich darauf beschränken, die Verhältnisse für die 5 Mycele I_1, I_2, L_1, L_2 und L_3 zu schildern, deren Eigenschaften in den vorhergehenden Abschnitten schon näher beschrieben worden sind. Sämtlichen Kulturen dienten 25 ccm 3-prozentiger Biomalzagar als Nährboden. Auf gleiche Zusammensetzung und Menge des Nährbodens wurde Gewicht gelegt, da sonst ein Vergleich der Mycele und ihrer Wuchsformen nicht einwandfrei gewesen wäre. Die Kulturen wurden im Dunkelschrank aufbewahrt Meine Beobachtungen sind folgende: die I_1- und I_2-Kulturen, die durch 10 Generationen hindurch kultiviert wurden, ließen keine Änderung ihrer Eigenschaften erkennen. Große Sporangienträger fehlten ständig, ferner waren auch die Flockigkeit und die sexuelle Affinität konstant geblieben.

Bei den L-Kulturen ließen sich dagegen Unterschiede beobachten. Bei L_1 war der Unterschied nicht groß, er äußerte sich in weniger großer Dichtigkeit des Keulenfilzes; ähnlich verhält es sich mit L_3. L_2 zeigte die stärksten Abweichungen, es wurde durch 12 Generationen hindurch verfolgt. Beim Vergleich der 12. Tochterkultur mit der Ausgangskultur zeigte sich, daß die Flockigkeit stark abgenommen hatte. Bei den ersten 2—3 Generationen war der Filz noch etwa auf der ganzen Schale gleich dick. Bei den folgenden nimmt die Dichtigkeit allmählich ab. Es erscheinen Lücken in der weißen Keulendecke, d. h. Stellen, wo die Keulen nur spärlich vorhanden sind. Am dichtesten liegen die Keulen noch auf radialen Streifen, die sich als weiße, speichenartige Zeichnung auf der Kulturplatte bemerkbar machen. Aber

---

[1]) a. a. O. 1914, S. 286.

selbst an der dichtesten Stelle liegen sie dabei nicht mehr so eng zusammen, wie bei der Ausgangskultur auf der ganzen Fläche. Auch hinsichtlich der Sporangienbildung hatte die L_2-Serie die stärksten Veränderungen aufzuweisen.

Der Abnahme der Flockigkeit steht eine eher einsetzende Entwicklung von Sporangienträgern gegenüber. $L_2(_1)$[1] trug nach 34 Tagen ca. 14 Sporangienträger am Rand der Schale, $L_2(_2)$ nach 34 Tagen mehrere Sporangienträger gegen den Rand der Schale, $L_2(_4)$ nach 33 Tagen ca. 30—40 Sporangienträger am Rand der Kultur, $L_2(_5)$ nach 32 Tagen viele Sporangienträger auf der ganzen Kulturfläche, $L_2(_6)$ nach 29 Tagen sehr viele am Rand und mehrere auf der Fläche verteilt. Bei $L_2(_{10})$ setzt bereits nach 13 Tagen Sporangienbildung am Rand der Schale ein, und $L_2(_{11})$ trägt bereits nach 8 Tagen einige Sporangienträger. Die ersten Generationen trugen nur schwache Sporangienträger ähnlich denen, die sich zuerst auf dem Impfstrich zu bilden pflegen; die späteren Generationen auch große, stattliche. Bei den ersten Überimpfungen bildete sich am Rand des Agarstückchens Luftmycel, mit steigenden Indices trat Sporangienbildung hinzu und zwar bereits nach 1—2 Tagen. Bedeutend weniger auffällig waren die Änderungen in der Neigung zur Sporangienbildung bei den anderen Mycelen. Für diese seien nur kurz folgende Beobachtungen herausgegriffen. $L_1(_1)$ zeigte nach 4 Wochen Sporangienträger am Rand der Schale, nach 37 Tagen war die ganze Schale davon bedeckt. Bei $L_1(_6)$ waren schon am 25. Tag viele Sporangienträger auf der ganzen Schale verteilt. Bei seinen Nachkommen ist kein wesentlicher Unterschied gegen die Ausgangskultur zu erkennen.

Es bleibt die Frage nach der Konstanz der sexuellen Affinität zu erörtern. Wie schon vorher beschrieben, waren die I-Mycele durchaus neutral, d. h. sie kopulierten weder mit + noch mit —, bildeten dafür aber Binnenzygosporen. Durch fortgesetzte Kultur wurde nichts hieran geändert. Die Zahl der Binnenzygosporen wechselte, sie betrug für die I_1-Kulturen: $I_1(_1)$ 5, $I_1(_2)$ 2, $I_1(_3)$ 1, $I_1(_4)$ 4, $I_1(_5)$ 9, $I_1(_6)$ 8, $I_1(_7)$ 5, $I_1(_8)$ 8.

Für die I_2-Kulturen: $I_2(_1)$ 1, $I_2(_2)$ —, $I_2(_3)$ 3, $I_2(_4)$ 3, $I_2(_5)$ 2. $I_2(_6)$ 3, $I_2(_7)$ 10, $I_2(_8)$ 2, $I_2(_9)$ 3, $I_2(_{10})$ 3. — Die eingeklammerten Indices geben dabei wieder die Zahl der Generationen an.

Die Zahlen geben nicht ausschließlich fertige Zygosporen an, sondern es sind darin auch die Zygosporenanlagen einbegriffen, deren Suspensoren geschwärzt waren und Dornen trugen. Kurz — es wurden die Zygosporenanlagen hinzugezählt, die makroskopisch schon als solche zu erkennen waren.

Weniger konstant verhielt sich L_1. Bei diesem Mycel zeigten sich eigenartige Schwankungen, für die ich keine Erklärungen zu geben vermag. $L_1(_1)$ bildete sehr viele Zygosporen mit +, $L_1(_2)$ weniger zahlreiche. Bei $L_1(_3)$ nahm die Zahl noch mehr ab und erreichte bei $L_1(_5)$ ein Minimum, bei dem im ganzen nur 6 Zygo-

---

[1]) Die in Klammern beigefügte Zahl gibt an, um welche Generation es sich handelt.

sporen gebildet wurden. Bei $L_1(_6)$ stieg die Zahl der Zygosporen wieder.

Ein weiteres Beispiel für die Veränderung der sexuellen Affinität zeigte L_2. Die erste Generation kopulierte weder mit + noch mit —. Die zweite zeigte schon eine schwache Neigung, mit — zu kopulieren. Nach 7 Tagen waren bereits 5, nach 37 Tagen 2 Zygosporen zu zählen. $L_2(_3)$ trug nach 34 Tagen 21 Zygosporen, $L_2(_4)$ nach 32 Tagen 75, $L_2(_5)$ nach 30 Tagen 96, $L_2(_6)$ nach 27 Tagen über 100. Von $L_2(_7)$ an ändern sich die Verhältnisse nicht mehr wesentlich. Die Zygosporen sind auf den Kulturen nicht gleichmäßig verteilt, sondern liegen an einigen Stellen dichter, an anderen lockerer beieinander.

Was die Frage nach der Konstanz der sexuellen Affinität bei L_3 angeht, so ist darüber nur wenig zu sagen. Bereits die erste, die Ausgangskultur, bildete Zygosporen mit +, ebenso die sämtlichen Nachkommen. Die Zahl der gebildeten Zygosporen blieb dabei etwa dieselbe.

Es ist eigenartig, wie verschieden sich die L-Mycele in Bezug auf sexuelle Affinität verhalten, besonders daß L_2 bei weiterer Kultur + Charakter annimmt, während L_1 und L_3 — Charakter zeigen. Wie erinnerlich, leiten sich alle die L-Kulturen von einer Stammkultur her und wurden von dieser durch Pikierung und Isolierung gewonnen.

Die Frage, ob die hier geschilderten Erscheinungen der Variabilität irgendwie durch die Außenwelt bedingt sind, oder sich unabhängig von dieser geltend machen, ist schwer zu prüfen. Hervorzuheben ist, daß die in Frage kommenden Kulturen den Pilzen alle dieselben Ernährungsbedingungen boten, und daß auch die Belichtung, die Temperatur und die Beschaffenheit der Kulturgefäße immer dieselben waren. Das spräche für eine Veränderung des Pilzes aus inneren Gründen. Immerhin wäre mit der Möglichkeit zu rechnen, daß bei der Isolierung der Keulen, deren Empfindlichkeit mechanischen Reizen gegenüber nicht bezweifelt werden kann, mancher Einfluß ausgeübt wird, der die Entwicklung der aus ihnen erwachsenden Mycele bald in diese, bald in jene Richtung lenkt.

Schließlich wäre noch zu erörtern, in welcher Richtung solche Veränderungen erfolgen, d. h. ob in denjenigen Fällen, in welchen überhaupt eine Veränderung des Mycels beobachtet wird, diese von einer Kultur zur anderen immer in demselben Sinne erfolgen, oder ob neu auftretende Eigenschaften wieder verschwinden, und ob bestimmte Fähigkeiten sich steigern und später wieder sich abschwächen können. Was die Veränderung der sexuellen Affinität betrifft, so könnten meine Ergebnisse in der Tat den Gedanken nahe legen, daß die Schwächung der sexuellen Tätigkeit, die bei einem L_1-Mycel beobachtet wurde und einem + Mycel gegenüber zu immer spärlicherer Zygosporenbildung führte, bis zu einem gewissen Grade einen umkehrbaren Prozeß darstellte; denn bei späteren Kulturen meiner Versuchsserie steigerte sich die Zahl der Zygosporen wieder. Bei der geringen Erfahrung, die über die

Bildung homothallischer Mycele bis jetzt vorliegt, möchte ich aber in dieser Frage mit einem abschließenden Urteil zurückhalten. Nicht unerwähnt soll bleiben, daß ich bei der Zunahme der Sporangienbildung meiner homothallischen Mycele niemals eine Reversion dieses Variationsprozesses beobachten konnte.

Kopulationsäste und Zygosporen homothallischer Mycele; Morphologisches: Die Beteiligung der homothallischen Mycele an der Zygosporenbildung ist, wie aus dem Gesagten hervorgeht, eine doppelte: entweder es kommen Sporen zustande, für welche beide Gameten von einem homothallischen Mycel geliefert werden (Binnenzygosporen), oder es handelt sich um Zygosporen, welche ein homothallisches Mycel mit einem heterothallischen (+ oder —) Mycel bildet. In letzteren Fällen werde ich fortan von homo-heterothallischen Kontaktstreifen, Zygosporenzonen usw sprechen.

Die Morphologie der „Binnenzygosporen“ läßt nichts besonders Auffälliges erkennen. Dagegen treten bei homo-heterothallischen Kopulationen offenbar allerhand Störungen ein, die in Abweichungen vom typischen Bau ihren Ausdruck finden. Die Abweichungen



Fig. 25.

sind so mannigfaltig und zum Teil so auffällig, daß sie eine eingehendere Schilderung beanspruchen.

Auf Störung im Sexualakt läßt schon die Tatsache schließen, daß in der homo-heterothallischen Kontaktzone außerordentlich zahlreiche Kopulationsäste angelegt werden, die ihre Entwicklung aber vorzeitig einstellen. Zweitens fällt bei Kulturen der erwähnten Art auf, daß die beiden Gameten, die sich zur Zygosporenbildung anschicken, in vielen Fällen nicht die Kongruenz aufweisen, die bei normalen Kopulationspaaren die Regel ist. Vielmehr läßt sich häufig beobachten, daß die beiden Progameten sich an Dicke und an Länge wesentlich voneinander unterscheiden (Fig. 25). Ob der schmächtigere oder der üppigere Anteil vom homothallischen Mycel stammt, konnte nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Dazu kommen Unterschiede in der weiteren Entwicklung der Progameten. Zuweilen wird nur von einer Progamete eine Gamete geliefert, während die andere unverändert bleibt. Es wäre von großem Interesse gewesen, die Schicksale derartiger asymmetrischer Kopulationsfiguren weiter zu verfolgen und insbesondere ihre Fähigkeit zur Bildung von Azygosporen zu ermitteln. Mit Sicherheit

kann ich sagen, daß Kopulationsfiguren mit einseitiger Gametenbildung häufig steril bleiben; auf die Azygosporenfrage wird später noch zurückzukommen sein.

Am auffälligsten sind diejenigen Fälle, in welchen abnorme Wachstumserscheinungen eintreten. Von den Kulturen $L_1(_{8-10})$ wurden Zygosporenanlagen, die mit + Mycel gebildet worden waren, abpräpariert und untersucht. Es zeigte sich an ihnen u. a. ein merkwürdiges Verhalten hinsichtlich der Dornenbildung. Während

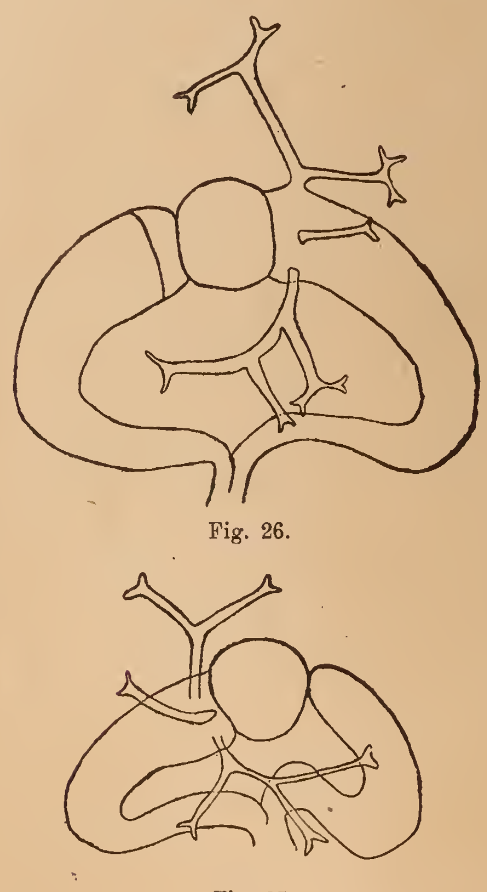


Fig. 26.

Fig. 27.

an dem einen Suspensor die Dornen sich normal entwickelten, traten am anderen an ihre Stelle starke Hyphen oder Sporangienträger. Derartige Hyphen bildeten sich in geringerer Zahl als die Dornen, mehr als 5 wurden nicht beobachtet. Die Gameten waren gleich groß. In einem anderen Fall bildete sich ein Dorn, der sich auch dann als solcher weiter entwickelte und dichotom gabelte, dann aber zu Hyphen auswuchs, und zwar entwickelte sich die eine der beiden Hyphen zu einem Sporangienträger, während

die andere ihr Wachstum nach Bildung einer Querwand einstellte. Bei noch anderen Kopulationspaaren trug die eine Progamete gar keine Auswüchse irgendwelcher Art. Bei fast allen untersuchten homo-heterothallischen Zygosporen war ein auffallender Unterschied in der Bildung der Dornen zu verfolgen. Meist trug eine Seite starke Dornen, während sie der anderen fehlten oder an ihr nur in ganz geringer Zahl ausgebildet waren.

Die Suspensoren erhielten teilweise durch die verschiedene Pigmentierung ein eigenartiges Aussehen. Eine Gesetzmäßigkeit in der Verteilung des Pigmentes ist nicht zu erkennen; einmal sind es die dornenlosen Suspensoren, die geschwärzt sind, während die dornentragenden farblos bleiben, in anderen Fällen ist es gerade umgekehrt. An wieder anderen Gametenpaaren sind beide Progameten gegen die Trennungswand pigmentiert, oder beide sind farblos, dagegen die Gameten geschwärzt. Es kommen dabei alle möglichen Kombinationen vor. Die Unterschiede in der Beschaffenheit der Suspensoren und ihrer Appendices werden wohl auf die verschiedene Beschaffenheit der Kopulanten zurückzuführen sein. Bei Zygosporen, die durch Kombination von heterothallischen + und — Mycelen hervorgehen, sind derartige Unterschiede in dem Maße nicht vorhanden. Bei ihnen kommt es wohl auch ab und zu vor, daß die Dornen an den Suspensoren verschieden ausgebildet sind, das sind jedoch Ausnahmen, bei den homo-heterothallischen Zygoten ist es Regel.

Bei der Durchmusterung der homo-heterothallischen Zygosporen fanden sich auch viele Azygosporen (ca. 100). In fast allen Fällen waren dabei zwei Gameten angelegt, die aber nicht verschmolzen waren; eine war in der Entwicklung sistiert, die andere hatte eine Azygospore gebildet. Die Azygosporen ähneln sich stark in ihrem Aussehen. Eine davon ist in Fig. 26 wiedergegeben. Drei Azygosporen unterschieden sich von den oben erwähnten dadurch, daß nur von einer Progamete eine Gamete gebildet worden war, eben die, welche die Azygospore lieferte. Daß diese wirklich nur von einer Gamete stammte, ließ die Form des Endes der gametenlosen Progamete erkennen (vergl. Fig. 27). Zu erwähnen wäre noch, daß in fast allen Fällen der zur Azygospore gehörige Suspensor schwarze Dornen trug und wie dieser pigmentiert war, der anderen Progamete die Dornen und die Pigmentierung fehlten. Die Feststellung, zu welchem Mycel der azygosporentragende Suspensor gehörte, scheiterte an allzugroßen Schwierigkeiten.

V. Kapitel.

Über die gegenseitige Beeinflussung der + und — Mycele. Beitrag zur Analyse des Geschlechtsvorganges.

Haben uns die früheren Betrachtungen und insbesondere die Schilderung der Zygotenbildung darüber aufgeklärt, welcher Wachstumsreaktionen das Mycel des *Phycomyces* fähig ist, wenn Mycelsäume verschiedener Rassenangehörigkeit aufeinander wirken,

so soll im folgenden Abschnitt der Versuch gemacht werden, einige Beiträge zur Kenntnis der Mittel, durch welche die Mycele aufeinander wirken, und hiermit zur entwicklungsmechanischen Analyse des Geschlechtsvorganges zu liefern.

a) Kontaktwirkung oder Fernwirkung? Gameten und Progameten entstehen nicht schon dann, wenn Teile eines + und — Mycels aufeinander wirken, sondern nur dann, wenn Berührung der beiden Teile stattfinden kann. Offen bleibt hierbei die Frage, ob auch diejenigen Vorgänge, die der Gametenbildung vorangehen, bereits eine Berührung heterogener Mycelanteile voraussetzen, oder ob + und — Mycel schon über eine, wenn auch nur geringe Entfernung hin Wirkungen auslösen, die spezifische, den Beginn des Sexualaktes repräsentierende Reaktionen darstellen.

Die frühesten Symptome der sexuellen Betätigung liegen, wie wir gesehen haben, darin, daß die Hyphenspitzen anschwellen, unregelmäßige Fortsätze entstehen und schließlich ein Knäuel aus verzahnten, ungleichnamigen Hyphen sich bildet.

Bei den früher gegebenen Schilderungen handelte es sich stets um Veränderungen von Mycelspitzen, die bereits unter dem Einfluß der Berührung des anderen Sexualpartners standen. Es gelang mir nicht, auf Biomalzagar Mycelsäume nachzuweisen, bei denen die besagten Änderungen eingetreten wären, ohne daß Berührung im Spiel gewesen wäre. Dieser negative Befund schließt freilich nicht die Möglichkeit aus, daß unter anderen Bedingungen eine formative Beeinflussung der Mycele durcheinander nachweisbar wäre in dem Sinne, daß diese der Wachstumstätigkeit entspräche, die dem Sexualakte vorausgeht. Es wurde eine sehr große Reihe von Versuchen angestellt, bei welchen die Pilze unter dem Einfluß mannigfacher schädigender Faktoren in ihrem Wachstum gehemmt wurden, gleichwohl noch zur Betätigung der Sexualität befähigt blieben.

1) Beobachtungen an „photodynamischen" Nährböden: Ein Bericht über die Mehrzahl der Versuche ist überflüssig, da sie keine Beiträge zur Klärung der gestellten Frage lieferten. Erwähnenswert sind lediglich diejenigen Versuche, welche mit eosinhaltigen Nährböden angestellt wurden. Eosin gehört bekanntlich zu den fluoreszierenden Farbstoffen und übt als solcher mehr oder weniger heftige „photodynamische", schädigende Wirkungen auf Organismen der verschiedensten Art aus. Hierüber haben Tappeiner und Jodlbauer eingehend berichtet[1]. In ihren Arbeiten finden wir auch Angaben über die Wirkung der fluoreszierenden Stoffe auf Pilze; auch bei *Phycomyces* läßt sich diese erkennen. Immerhin verträgt *Phycomyces* selbst bei Belichtung hohe Dosen des Farbstoffes. Bei 3-prozentigem Biomalzagar + 1 Proz. Eosin werden noch einige Zygosporen gebildet.

[1]) Tappeiner u. Jodlbauer, Die sensibilisierende Wirkung fluoreszierender Substanzen. Leipzig 1907. — Vgl. auch Essinger, Über die Wirkung photodynamischer (fluoreszierender) Stoffe auf Fadenpilze. [Diss.] München 1905.

Für die hier erörterte Frage waren die Eosinkulturen insofern aufschlußreich, als bei Kultur von + und — nebeneinander auf 3-prozentigem Biomalzagar + 0,025 Proz. und 0,05 Proz. Eosin vor der Kontaktzone, d. h. ohne daß die Hyphen sich berührten, formative Änderungen an diesen zu beobachten waren. Diese zeigten eine große Ähnlichkeit mit den vor der Progametenbildung sich abspielenden. Die Hyphenspitzen schwollen an, verzweigten sich koralloid und bildeten Luftmycelbüschel. Zwischen + und — war dabei ein Unterschied insofern zu beobachten, als die — Hyphen zu reicherer Büschelbildung neigten als die + Hyphen.

Diese Resultate gaben allerdings noch keinen Aufschluß darüber, ob die gefundene Wirkung als eine spezifische der andern Rasse aufzufassen ist; denn koralloide Verzweigung und Büschelbildung treten, wie längst bekannt [1]), bei Schädigung des Wachstums durch die verschiedensten Faktoren auf. Der Versuch wurde daher so variiert, daß auf derselben Schale unter denselben Kulturbedingungen Mycele gleichen Vorzeichens nebeneinander kultiviert wurden. Es zeigte sich, daß bei dem Gegeneinanderwachsen von + gegen + und — gegen — Hyphen die beschriebene koralloide Verzweigung und Büschelbildung nicht eintrat, sondern nur vor dem Zusammentreffen von + und — Hyphen. Auch bei Kombination von *Phycomyces* mit anderen Schimmelpilzen, z. B. *Penicillium* und *Mucor*, konnten auf den genannten Nährböden solche Bildungen nicht beobachtet werden. Hiernach darf zum mindesten soviel als Ergebnis betrachtet werden, daß gleichnamige und ungleichnamige Mycele des von mir verwandten Stammes bei Kultur unter den genannten Bedingungen verschiedene formative Wirkung aufeinander haben, und daß bei Kultur ungleichnamiger Mycele schon vor der Berührung der Hyphen Gestaltungsleistungen zustande kommen, welche den der Zygosporenbildung vorausgehenden gleich oder zum mindesten außerordentlich ähnlich sind. Ferner geht aus den Versuchen als beiläufiges Ergebnis hervor, daß die mir vorliegenden + und — Mycele sich verschieden verhalten insofern, als die — Rasse zu stärkerer koralloider Verzweigung neigt als die + Rasse.

Für das Verhalten der + und — Mycele auf giftfreiem Nährboden muß die Frage offen bleiben, ob auch auf solchem die ersten dem Sexualakt vorausgehenden spezifischen Gestaltungsvorgänge erst unter dem Einfluß der Berührung heterogener Anteile möglich sind — wie die unmittelbare Beobachtung zu lehren scheint —, oder ob schon vor der ersten Berührung spezifische Wachstumsleistungen angeregt werden. Auch bei der Prüfung derjenigen Pilze, die auf giftfreiem Nährboden unter günstigen Bedingungen heranwachsen, wird selbstverständlich stets zu prüfen sein, ob irgendwelche an der Kontaktzone der + und — Kulturen auftretende Gestaltungsprozesse wirklich eine irgendwie geartete spezifische Beeinflussung der jeweils anderen Rasse der Pilzspecies

[1]) Vgl. Bitter, a. a. O.

voraussetzen, oder ob es sich um spezifische Reaktionen handelt, d. h. um solche, die auch durch fremde Mycele des gleichen Vorzeichens oder durch Mycele anderer Pilzarten, kurz auch durch solche hervorgerufen werden, die nicht als Kopulationspartner in Betracht kommen.

2) Versuche mit nährstoffarmem Substrat: Verschiedene Wirkungsmöglichkeiten kommen in Betracht. Werden die Wirkungen, die man an der Kontaktzone beobachtet, durch Nährstoffverarmung bewirkt, oder sind vielmehr formativ wirkende Stoffwechselprodukte im Spiel?

Zu der ersten Frage wäre zu bemerken, daß dann, wenn zwei Mycele auf einer Kulturplatte wachsen, jedes früher oder später ein Areal erreicht, das bereits von dem anderen in Anspruch genommen und von diesem seiner Nährstoffe beraubt worden ist. Es wäre vorstellbar, daß der Mangel an Nährstoffen bei den an der Kontaktzone sich zeigenden formativen Änderungen ein maßgebendes Wort zu sprechen hat.

Es läßt sich leicht beweisen, daß diese Vermutung nicht zutrifft. Ein Nährstoffkonzentrationsgefälle läßt sich leicht herstellen, indem man die Pilze auf Petrischalen zur Aussaat bringt, die man nach dem Erstarren des Nährbodens schräg stellt, und an deren tieferliegendem Teil man Wasser aufschichtet. Dieses löst die Nährstoffe aus dem Boden heraus, und wird umso energischer eine Nährstoffverminderung bewirken, je öfter das Wasser erneuert wird. Werden + oder — Mycele auf solchen Platten ausgesät, so treten nirgends die Veränderungen ein. die von den Kontaktzonen der + — Kulturen bekannt sind.

Länger wird die zweite Frage nach der Wirkung der von + und — Mycelen gelieferten Stoffwechselprodukte aufhalten.

Leichter als an festen Nährböden läßt sich ihre Prüfung mit flüssigen Nährmedien ausführen[1]). Ich verfuhr folgendermaßen: in eine 10 Tage alte gebrauchte Nährlösung wurden Sporen ausgesät und zwar + Sporen in gebrauchter + und in gebrauchter — Lösung, ebenso — Sporen in beiderlei Nährlösungen. Tropfen der Lösung wurden auf einen Objektträger gesetzt, geimpft und bis zur Beobachtung unter einer feuchten Glocke aufbewahrt. Die Keimung war gehemmt. Es keimten in jedem Tropfen nur verschwindend wenig Sporen. Ein Unterschied in der Keimung derart, daß + Sporen in gebrauchter — Lösung besser oder schlechter keimten, war nicht zu konstatieren. Bei den vier möglichen Fällen fiel die Keimung gleich schlecht aus.

---

[1]) Vgl. z. B. Küster, E., Über chemische Beeinflussung der Organismen durcheinander. (Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik. Herausg. von W. Roux. 1909. Heft 4.) — Küster, E., Keimung und Entwicklung von Schimmelpilzen in gebrauchten Nährlösungen. (Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. Bd. 26. 1908. S. 24.) — Nikitinski, Über die Beeinflussung einiger Schimmelpilze durch ihre Stoffwechselprodukte. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 40. 1904. S. 1.) — Rahn, Über den Einfluß der Stoffwechselprodukte auf das Wachstum der Bakterien. (Centralbl. f. Bakter. Abt. II. Bd. 16. 1906. S. 417.) — Lutz, Über den Einfluß gebrauchter Nährlösungen auf Keimung und Entwicklung einiger Schimmelpilze. (Ann. myc. Bd. 7. 1909. S. 91.)

Für den Fall, daß thermolabile Stoffe vorhanden wären, die bestimmte Wachstumsreaktionen des jungen Organismus unterdrückten, wurden entsprechende Versuche mit gekochter Nährlösung gemacht. Sie lieferten dieselben negativen Ergebnisse.

Die Keimung und das Wachstum wurden bei den Tropfenversuchen der verschiedenen Art nicht länger als 2 × 24 Stunden unter Beobachtung gehalten. Um die Wirkung gebrauchter Nährlösung bei längerer Kultur untersuchen zu können, wurde die Lösung auf schräggestellte Petrischalen gebracht, auf denen Sporen (+ oder —) ausgesät waren. Hatte der Mycelradius 5 cm erreicht, so wurde gebrauchte Nährlösung der entgegengesetzten Rasse aufgeschichtet. Die Hyphenspitzen wuchsen, ohne daß sich irgendeine Beeinflussung hätte beobachten lassen, weiter. Ferner wurde gebrauchte + oder — Lösung auf Kulturen aufgesetzt, auf welchen + und — ausgesät waren. Kulturen von verschiedenem Alter wurden so beobachtet: Schalen, auf denen das Wachstum erst anfing, solche, die schon weiter entwickelt waren, ferner solche, auf denen + und — unmittelbar vor der Progametenbildung standen und schließlich solche, die schon einige Progameten trugen. Das Resultat war bei den Kulturen trotz verschiedenen Alters dasselbe. Die nicht unter die Lösung gesetzten Teile entwickelten sich ganz normal weiter, sowohl das jüngere wie das ältere Mycel, so, als ob gar keine Lösung aufgesetzt worden wäre. Das Mycel wuchs weiter, Progameten und Gameten wurden gebildet, und normale Zygosporen reiften heran. An den mit Lösung bedeckten Teilen wuchs das Mycel durch die Flüssigkeit an die Oberfläche und bildete dort neben sterilem Luftmycel Zygosporen. Auch diese waren normal. An dem Flüssigkeitssaum bildete sich auch Luftmycel. Zum Vergleich waren Kulturen unter ebenfalls 3-prozentige, aber ungebrauchte Biomalzlösung gesetzt worden. Sie ergaben dasselbe Bild wie die mit gebrauchter + oder — Lösung angesetzten.

In den bis jetzt beschriebenen Fällen war das Wachstum der Mycelfäden, die unter den Einfluß der Ausscheidungen eines fremden Mycels gebracht wurden, das normale rasche. Es wurde versucht, das Wachstum zu verlangsamen, in der Erwartung, daß vielleicht bei geringerer Wachstumsgeschwindigkeit Wirkungen sichtbar werden könnten. Es wurden entsprechende Versuche angesetzt, bei denen das Wachstum von + oder — Hyphen durch Zusatz von 3 Proz. NaCl oder 3 Proz. NO_3K zum Nährboden verlangsamt worden war. In verschiedenen Stadien wurde wieder gebrauchte Nährlösung aufgesetzt. Auch hier war kein Unterschied gegenüber einer ungebrauchten 3 prozentigen Biomalzlösung zu erkennen.

Der Umstand, daß die hier geschilderte Methode sich nicht als geeignet erwies, Wirkungen hervorzurufen, beweist freilich noch nichts gegen die Annahme, daß vor dem Sexualakt vom + Mycel Stoffe ausgeschieden werden, welche das — Mycel, noch bevor es zur Berührung des + und — Mycels gekommen ist, zu den ersten Äußerungen sexueller Betätigung anregen oder umgekehrt. Nach den Untersuchungen von Haberlandt[1]) an *Spirogyra* darf

[1]) Haberlandt, Zur Kenntnis der Konjugation bei *Spirogyra*. (Sitzber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. 1899. Abt. I. No. 99. S. 1—11.)

mit der Wirkung eines solchen Stoffes gerechnet werden. Es wäre gut vorstellbar, daß bei *Phycomyces* von jedem Mycel zwar spezifisch wirkende Stoffe ausgeschieden werden, daß diese aber außerordentlich labiler Natur sind und längst ihre Wirkung eingebüßt haben, wenn die mit den gebrauchten Nährlösungen angestellten Versuche ihren Anfang nehmen können.

Es wurde versucht, der Schnelligkeit dieser chemischen Veränderung zuvorzukommen, indem + und — nebeneinander kultiviert wurden, getrennt durch eine permeable Wand. Diese gestattet eine stoffliche Beeinflussung, kann aber von den Pilzhyphen nicht durchdrungen werden. In der Bakteriologie benutzt man zu diesem Zweck Kollodiumsäckchen. Ich bediente mich des Bertarelli'schen[1]) Verfahrens und stellte Zellitsäckchen her, die mit 3-prozentiger Biomalzlösung gefüllt und mit + Sporen besät wurden. Die ganze Vorrichtung wurde derart in die Kultur eines — Mycels gebracht, daß eine Vermischung der + und — Anteile ausgeschlossen und nur eine Beeinflussung auf chemisch-osmotischem Wege möglich war. Auch diese Versuchsserie verlief negativ, sodaß ich von einer näheren Schilderung absehen darf.

3) Wirkung isolierter Massen nackten Zytoplasmas: Beim normalen Verlauf des Sexualaktes treten die typischen Gestaltungsvorgänge nach Berührung ein. Für die Übermittlung des Einflusses eines Mycels auf das andere stehen bei der Berührung vermutlich sehr viel mehr Wege offen als bei einer Beeinflussung durch ein Stück Agar hindurch. Meine weiteren Versuche zielten dahin, die Wirkung isolierten + und — Plasmas auf Mycel zu prüfen. Zur Gewinnung des Protoplasmas wählte ich große Zellen, aus denen sich das Plasma leicht isolieren ließ. Ich benutzte dazu junge Fruchthyphen, die noch keine Sporangien entwickelt hatten, und verfuhr folgendermaßen: Ein junger Sporangienträger wurde am unteren Ende mit der Pinzette gefaßt und ausgerissen. Mit einer feinen Schere wurde die äußerste Spitze abgeschnitten, und dann mittels einer zweiten Pinzette das Protoplasma vom unteren Ende an herausgestreift. Das Protoplasma aus — Sporangienträgern wurde vor den Saum von + und das aus + Trägern vor den von — Mycel gebracht. Bei beiden ließ sich keine wesentliche Beeinflussung beobachten. Die Mycelspitzen erfuhren keine Änderung. Ihr Wachstum wurde normal fortgesetzt. Die einzige erwähnenswerte Reaktion war, daß beim Älterwerden des Mycels an der Stelle, wo das Protoplasma aufgesetzt worden war, mehr blasenartige Anschwellungen der Hyphen gefunden wurden als an den umliegenden Stellen. Auch ein Aufsetzen auf den Mycelsaum blieb ohne Wirkung. Ausgequetschtes Protoplasma aus + Sporangienträgern vor und auf — Mycel und entsprechend Protoplasma aus — Trägern vor und auf — Mycel übten ebenfalls keine besondere Wirkung aus.

b) Wirkung der Gameten aufeinander. Welche Wir-

[1]) Bertarelli, E., Zellitsäckchen als Ersatz für Kollodiumsäckchen. (Centralbl. f. Bakter. Abt. I. Orig.Bd. 76. 1915. S. 463.)

kungen sind im Spiel, wenn die Progameten Gameten abschneiden, und diese zur Zygospore werden? Es fragt sich, ob für diese letzten Phasen des Sexualaktes fortgesetzter Kontakt notwendig oder entbehrlich ist. Zur Beantwortung dieser Frage suchte ich in der Weise Beiträge zu gewinnen, daß ich die Entwicklung von Gameten verfolgte, deren zugehörige Progameten getötet oder auf andere Weise von ihren Partnern getrennt worden waren.

Das Isolieren der Gameten auf mechanischem Wege stieß bei ihrer festen Vereinigung auf technische Schwierigkeiten. Viele Biologen haben sich in ähnlichen Lagen darauf beschränkt, die mechanische Isolierung durch eine physiologische zu ersetzen: man hat einzelne Anteile getötet oder durch Plasmolyse die Verbindung zwischen den lebenden Anteilen unterbunden. Roux[1]) bediente sich der Isolierung, d. h. partieller Tötung mit einer heißen Nadel.

Tschachotin[2]) benutzte seine Strahlenstichmethode. Diese hätte auch im vorliegenden Fall nützlich sein können. Es war aber keine Möglichkeit, den erforderlichen Apparat zu beschaffen. In Deutschland scheint nur ein einziges Exemplar vorhanden zu sein (Würzburg). Auch die Werkstätten von Karl Zeiß in Jena haben zur Zeit kein Instrument dieser Art, sodaß ich leider darauf verzichten mußte, die von Tschachotin's Methode eröffneten Perspektiven für meine Fragen nutzbar zu machen.

Plasmolyse hat in den Händen Miehe's[3]) gute Resultate gezeitigt. Unserer Fragestellung besonders nahe stehen die wohlgelungenen Versuche von Klebs[4]), dem es gelang, durch Plasmolyse die Gametenprotoplasten von *Spirogyra* physiologisch zu trennen, und welcher auf diesem Wege aus einem Gametenpaar zwei Parthenosporen werden sah.

Auch meine Versuche beruhen auf physiologischer Isolierung. Aus einer Agarkultur, auf der ein hinreichend altes Mycel sich entwickelt hatte, wurde ein Stückchen herausgeschnitten. Unter dem Präpariermikroskop wurde mit einer feinen Nadel die Operation an Progameten oder Gameten ausgeführt. Bei den ersten Versuchen wurde mit einer Nadel angestochen; bei diesem Verfahren werden die Gametenpaare leicht in den Agar gedrückt, wodurch andere den Versuch trübende Bedingungen geschaffen werden. Durch gleichzeitiges Anstechen von entgegengesetzten Seiten wurde diesem Mangel abgeholfen. Versuche, einen der beiden Partner mit einer heißen Nadel zu beschädigen, wurden nicht in großem Maßstab ausgeführt, da dabei der andere Teil zu leicht in Mitleidenschaft gezogen wird. Das Agarstückchen wurde nach ausgeführter Verletzung in einer besonders dazu hergerichteten kleinen,

---

[1]) Roux, Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Embryo. (Zeitschr. f. Biol. Bd. 21. 1885. S. 154.)

[2]) Tschachotin, Die mikroskopische Strahlenstichmethode, eine Zelloperationsmethode. (Biolog. Centralbl. Bd. 32. 1912. S. 623.)

[3]) Miehe, Wachstum, Regeneration u. Polarität isolierter Zellen. (Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. Bd. 23. 1905. S. 257.)

[4]) Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896. S. 246 u. f.

feuchten Kammer unter dem Mikroskop weiter beobachtet. Unmittelbar nach der Verletzung wurden von den in Betracht kommenden Teilen (Progameten und Gameten) Skizzen (meist mit dem Zeichenapparat) angefertigt. Das Präparat konnte dann bis zu den nächsten Beobachtungen unter dem Mikroskop stehen bleiben. Damit war ich der Schwierigkeit des Wiederfindens unter der Menge der Progametenpaare und der Gefahr der Verwechslung enthoben. Nach immer einem halben Tag wurde die eingetretene Änderung kontrolliert und in die Zeichnung eingetragen. Es soll nun ein kurzer Überblick über die Versuchsserien gegeben werden:

1) Eine Progamete wurde verletzt, während die andere, soweit zu erkennen war, unbeschädigt blieb. Gameten waren noch nicht vorhanden. In 3 Fällen zeigte sich keine Änderung. In 4 Fällen entstand aus der unverletzten Progamete ein Sporangiumträger. Ferner wurde an zwei Exemplaren Dornenbildung beobachtet. Normaler Weise beginnt die Dornenbildung erst nach der Gametenbildung. Gametenbildung nach Verletzung wurde nie beobachtet. In einem Fall war es gelungen, die Progameten ohne besondere Verletzung auseinander zu ziehen. Es trat an beiden Progameten Sporangienentwicklung ein.

2) Die zweite Versuchsserie zielte darauf hin, eine der Progameten zu verletzen, ohne die schon vorhandenen Gameten zu beschädigen. In einigen wenigen Fällen waren bei der Ausführung der Operation bereits Dornen angelegt. In 15 Fällen zeigten sich keine besonderen Wachstumserscheinungen mehr. An 27 unverletzten Progameten entwickelten sich Dornen, die vorher noch nicht angelegt waren. Wenn Anfänge der Dornen vorhanden waren, so entwickelten sich diese weiter (12 Fälle). Ferner konnte Sporangienträgerbildung aus der unverletzten Progamete (8 Fälle) oder aus dem verschlungenen Teil der Progameten beobachtet werden. Die Gameten erfuhren, gleichviel, ob sie schon fusioniert waren oder nicht, keine Wachstumsänderung. Weder die zu den unverletzten noch zu den verletzten Progameten gehörenden Gameten entwickelten sich zu Azygosporen weiter. Eine Schwärzung der Membran wurde in einigen Fällen beobachtet.

3) An dritter Stelle wurde die Wirkung eines Stiches in die Gameten untersucht. Eine Regeneration der Gameten trat nicht ein. Dornenbildung und Dornweiterbildung waren die einzigen Wachstumsänderungen, die zu beobachten waren.

Aus den geschilderten Versuchen geht hervor, daß zur Bildung der Gameten und Zygosporen die beiden Anteile der Kopulationsfigur dauernd am Leben und in Berührung bleiben müssen. Andere begleitende Teilvorgänge, wie z. B. Dornenbildung und Membranpigmentierung sind dagegen unabhängig von der gegenseitigen Berührung [1]).

[1]) Es zeigte sich an fast allen operierten Progameten und Gameten eine eigenartige Umspinnung durch Hyphen. In einigen Fällen wurde sie auch bei benachbarten Gameten gefunden; ob diese vielleicht bei der Operation unwissentlich durch Berührung verletzt worden sind, läßt sich nicht kontrollieren. Für solche Gameten, die auf die Oberfläche des Agars zu liegen

Die Sporangienbildung an isolierten Progameten hat insofern ein besonderes Interesse, als dieselbe Erscheinung an den Kopulationsfiguren homo-heterothallischer Kulturen bereits spontan eintritt. Diese Übereinstimmung gestattet die Möglichkeit in Erwägung zu ziehen, daß bei homo-heterothallischen Kopulationsfiguren auch dann, wenn beide Gameten bezw. Progameten am Leben sind und sich normal entwickelt haben, die Wachstumsbeziehungen nicht mehr normal sind, und eine „physiologische Isolierung" der beiden Teile voneinander irgendwie wirksam geworden ist.

Alle bisher geschilderten Isolierungsversuche beziehen sich auf rein heterothallische Kulturen, d. h. auf solche, bei denen ein + Individuum einem — Individuum gegenüberstand. Zusammenfassend kann ich über sie berichten, daß Azygosporen, die von zahlreichen anderen Zygomyceten her bekannt sind, in meinen heterothallischen Kulturen von *Phycomyces nitens* fehlten. Sie erschienen weder spontan, noch ließ sich ihre Bildung durch Abtötung eines der beiden Kopulanten hervorrufen.

Es wäre vorstellbar, daß bei homothallischen Mycelen, und zwar bei solchen, welche zur Binnenzygosporenbildung befähigt sind, die Dinge anders liegen. Man könnte vermuten, daß Mycele dieser Art ohne vorangegangene Bildung von Kopulationszangen schon an einem freiendigenden Mycelzweig Azygosporen entwickeln könnten, — entsprechend den Azygosporen von *Sporodinia grandis* u. a. Dergleichen habe ich aber niemals beobachten können. Alle Binnenzygosporen, die ich an homothallischen Mycelen gefunden habe, entstanden aus zwei Gameten und entsprachen hierin den typischen Kopulationsbildern. Allerdings muß daran erinnert werden, daß trotz der großen Anzahl meiner Kulturen die Zahl der Binnenzygosporen eine beschränkte blieb. Aus diesem Grunde konnten an den Kopulationspaaren rein homothallischer Kulturen auch keine Operationsversuche angestellt werden, und die Frage, ob vielleicht bei ihnen die Abtötung eines Kopulationsastes zur Azygosporenbildung geführt hätte, und ob bei mechanischer Trennung der beiden Progameten vielleicht beide zur Produktion je einer Zygote fähig sind, muß unbeantwortet bleiben.

Daß Versuche dieser Art zu positiven Resultaten hätten führen können, scheint mir nicht unmöglich, ja nicht einmal unwahrscheinlich. Dafür sprechen m. E. die an homo-heterothallischen Kulturen gefundenen Azygosporen. Über ihre Morphologie ist oben bereits das Nötige gesagt worden. Zur Frage nach der Entwicklungsmechanik des Kopulationsvorganges liefern sie insofern neue Beiträge, als durch sie dargetan wird, daß Zygosporen auch bei *Phycomyces nitens* aus einer Hälfte gebildet werden können — allerdings (soweit bisher bekannt) nur dann, wenn sie dauernd in Berührung mit dem sterilen Partner bleiben. Daß diese Entwicklung der Kopulationsfigur irgendwie mit den Eigen-

kommen, besteht die Möglichkeit, daß das Mycel über sie hinweggewachsen ist. Die Umspinnung kommt aber auch an den Gametenpaaren vor, die noch vollständig aufrecht stehen. Ob die Umspinnung vielleicht durch Stoffe angeregt wird, die aus den getöteten Teilen herausdiffundieren, ist schwer zu sagen.

schaften des homothallischen Mycels zusammenhängt, kann nicht bezweifelt werden. Welcher Art aber der Einfluß sein mag, welchen der sterile Gametenast auf seinen fertilen Nachbar ausübt, ob es sich um physikalische (z. B. osmotische) oder um chemische Einflüsse besonderer Art handeln mag, bleibt unklar.

Homo-heterothallische Kopulationsfiguren standen mir in hinreichend großer Anzahl zur Verfügung, sodaß Operationsversuche an ihnen ausgeführt werden konnten. Azygosporen wurden niemals gebildet; auch die Bildung von Sporangien an den überlebenden Gameten (s. o.) trat nicht ein.

Zusammenfassung der Resultate.

1) Bei *Phycomyces nitens* unterscheiden sich + und — Mycel vornehmlich durch die ungleiche Schnelligkeit der Keimung, ihre Wachstumsintensität, ihr Tiefenwachstum und die Stärke ihrer Sporangien; bei abnormen Kulturbedingungen verschärfen sich die Unterschiede. Alle von mir untersuchten Stämme verhielten sich in diesen Punkten gleich. In den von mir untersuchten Fällen erwiesen sich die Geschlechtscharaktere beim Durchgang durch die Zygospore als konstant.

2) „Keulen" (Blakeslee's Pseudophoren) kennzeichnen vor allem die homothallischen Mycele, entstehen aber auch an heterothallischen, wenn man sie auf Nährböden von hohem osmotischem Druck kultiviert.

3) Bei heterothallischen Mycelen bleibt die Keulenbildung unter allen Umständen auf die Kontaktzone beschränkt.

4) Das Aussehen der zwischen Mycelen verschiedenen Vorzeichens gebildeten Zygosporenzonen ist je nach den Kulturbedingungen verschieden; namentlich die Breite der Zone und ihre Dichtigkeit lassen sich bei Kultur unter wechselnden Bedingungen gesetzmäßig beeinflussen.

5) Es lassen sich Bedingungen finden, unter denen Zygosporenbildung unterbleibt, vegetatives Wachstum dagegen fortgesetzt wird.

6) Die homothallischen Mycele bilden entweder unter ihren eigenen Hyphenästen Zygosporen (Binnenzygosporen) oder in Kombination mit einem hetherothallischen Mycel an der Kontaktzone.

7) Die homothallischen Mycele von *Phycomyces nitens* sind untereinander sehr verschieden: die wichtigsten Unterschiede betreffen ihre sexuelle Affinität, ihre Fähigkeit zur Sporangienbildung und die Ausbildung ihrer Keulen.

8) Die Bildung von Binnenzygosporen an homothallischen Mycelen läßt sich auf Peptonnährböden steigern (bis auf 16).

9) Die Sporangienbildung homothallischer Mycele läßt sich durch Behandlung mit Giften fördern.

10) Aufeinanderfolgende Generationen von homothallischen Kulturen, die durch Abimpfung kleiner Mycelproben gewonnen werden, lassen Variationen in den Eigenschafton des Mycels — z. B. hinsichtlich der sexuellen Affinität — erkennen. Mycele, welche in den ersten Kulturen einem heterothallischen Mycel gegenüber nicht zur Zygosporenbildung kommen, erweisen sich in späteren Kulturen unter gleichen äußeren Bedingungen als fruchtbar.

11) Hinsichtllch der Ausbildung der Größe der Gameten, Dornen usw. zeigen dle Kopulationsfiguren von *Phycomyces nitens* allerhand Anomalien. Azygosporen wurden an heterothallischen Kulturen niemals beobachtet.

12) Die ersten zur sexuellen Betätigung führenden Wachstumsvorgänge treten im allgemeinen erst nach Kontakt ungleichnamiger Hyphen ein; nur auf eosinhaltigen Kulturen wurde beobachtet, daß eigenartige Verzweigungen der Hyphenspitzen schon vor der Berührung auftreten, und zwar nur dann, wenn sich + und — Mycel einander gegenüberstehen.

13) Tötung eines der beiden Gameten regt in heterothallischen Kulturen den überlebenden Teil oft zur Produktion von Sporangien an. Azygosporen ließen sich auf diesem Wege nicht erzielen.

14) Zygosporenbildung setzt dauernden Kontakt und Wechselwirkung der beiden Gameten voraus.

15) Azygosporen wurden nur in homo-hetherothallischen Kulturen beobachtet, d. h. bei Kombination eines homothallischen Mycels mit einem heterothallischen. Auch sie entstehen nur dann, wenn die beiden Anteile der Kopulationsfigur am Leben und dauernd in Berührung bleiben.

16) An den Kopulationsfiguren homo-heterothallischer Kulturen sieht man nicht selten einen der beiden Progameten zu einem Sporangiumträger auswachsen.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Bonn auf Veranlassung und unter der Leitung des Herrn Professor Küster ausgeführt. Für seine vielfachen Anregungen und stete Hilfsbereitschaft spreche ich ihm meinen besten Dank aus. Ferner bin ich Herrn Professor Fitting zu Dank verpflichtet für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat.

Beiträge zur Anatomie der Araceen.

Von

Prof. Dr. H. Solereder, Erlangen.

Mit 7 Abbildungen im Text.

Anläßlich orientierender Untersuchungen bei der Bearbeitung der Araceen für die Systematische Anatomie der Monokotyledonen habe ich einige neue, bemerkenswerte Beobachtungen gemacht, die mir schon jetzt mitteilenswert erschienen. Dieselben betreffen: I. Die roten Blattflecken bei bestimmten *Anthurium*-Arten. II. Die „Sekretschläuche" und die „superficial glands" der *Colocasia*-Arten. III. Das Vorkommen von inneren Haaren außerhalb der Monsteroideen, nämlich bei der Gattung *Pothos* und bei der Lasioideen-Gattung *Montrichardia*. IV. Besondere Strukturverhältnisse des Assimilationsgewebes. V. Die Raphidenbündel.

I. Mit den Blattflecken der Anthurium-Arten hat sich schon Van Tieghem (Structure des Aroidées, Ann. sc. nat. Sér. 5. T. VI. 1866. p. 163) befaßt. Er hat sie bei *Anthurium violaceum* = *A. scandens* Engl. untersucht und schreibt darüber folgendes: „A la surface inférieure des feuilles, on trouve de petites tâches rouges qui se montrent aussi dans l'*Anth. Hookeri.* La coupe passant par ces points montre, enchâssée dans le limbe, une demi-sphère formée de cellules allongées radialement, mais qui n'aboutissent pas jusqu'au centre, où elles laissent une cavité ouverte en dehors, dans laquelle s'accumule la matière sécrétée par elles. Cette demi-sphère est d'ailleurs bordée et séparée du parenchyme de la feuille par une couche de cellules tabulaires, et tout autour de l'ouverture, les cellules de l'épiderme inférieur sont disposées en plusieurs cercles concentriques". Diese Beschreibung trifft auf die älteren, nach außen hin geöffneten Drüsen im großen und ganzen zu, ist aber nicht in allen Stücken korrekt.

Auch Dalitzsch (Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen, Bot. Centralbl. Bd. 25. 1886. S. 185 u. Taf. III, Fig. 16—17 = *A. Scherzerianum*) und Engler (*Araceae-Pothoideae*, Pflanzenreich. H. 21. 1905. S. 10 und Fig. 8 A = *A. scandens)* haben sich mit diesen Drüsenflecken beschäftigt. Ihre Angaben sind noch viel weniger richtig, als die von Van Tieghem, dessen Beobachtungen diese beiden Autoren gar nicht berücksich-

tigt haben. Dalitzsch führt folgendes an: „Von den soeben beschriebenen Zellen sind zu trennen die ebenfalls der Epidermis angehörenden Drüsenflecke, wie sie bei *A. Scherzerianum, A. scandens* und *A. Hookeri* Kunth zu finden sind, und deren Bau sich ebenfalls am besten an der Hand der Entwicklungsgeschichte erkennen läßt. In einem gewissen Stadium, welches in eine Zeit fällt, wo die Spaltöffnungen schon längst ausgebildet sind, tritt über einigen Epidermiszellen zwischen der Kutikula und dem aus Zellulose bestehenden Teil der Außenwand eine anfangs gelblichweiße Substanz auf, die sich immer dunkler gelb bis rot färbt. Zugleich strecken sich die betreffenden Zellen senkrecht zur Fläche der Epidermis und zwar die in der Mitte liegenden am stärksten, so daß der Komplex der beteiligten Zellen eine kugelige Form erhält. Auch zwischen den Seitenwänden der Zellen wird eine ähnliche Substanz gebildet, welche die unter der Kutikula ausgeschiedene vermehrt". Engler, im Anschluß an Dalitzsch: „Interessant sind ferner die bei einzelnen *Anthurium* vorkommenden Drüsen, welche als flach schüsselförmige Vertiefungen des Blattes, namentlich der Blattunterseite auftreten und mit besonders großen, nicht immer gleich langen dünnwandigen wasserreichen Zellen versehen sind, welche den Epidermiszellen entsprechen. Schon an sehr jungen Blättern findet man diese Vertiefungen mit einem bräunlichen Sekret ausgekleidet, welches auf den älteren Blättern ein schwarzes Scheibchen bildet."

Schließlich hat Gentner (Über die Vorläuferspitze der Monokotylen, Flora 95. 1905. Ergänzungsband, S. 359—360, und Fig. 17—19) diese drüsigen Gebilde bei *Anthurium Andreanum* beschrieben; sie kommen bei dieser Art aber nicht auf den Blattflächen, sondern nur auf der Unterseite der Vorläuferspitze vor. Ihre Struktur und ihre Entwicklungsgeschichte, ihr Ausgang von Wasserspalten, mit nachfolgenden Teilungs- und Wachstumsvorgängen in den die Wasserspalten umschließenden Epidermiszellen und in den unter den Wasserspalten befindlichen Grundgewebezellen unter Auftreten eines braunen gerbstoffhaltigen Sekretes und schließlich die Abstoßung der Wasserspalten an den älteren Drüsen stimmt mit meinen, im Folgenden mitgeteilten Beobachtungen an den Drüsenflecken der Blattfläche von *A. Scherzerianum* im allgemeinen überein.

Die in Rede stehenden Drüsen sind innerhalb der Gattung *Anthurium* und besonders in bestimmten Sektionen verbreitet. Engler erwähnt sie am a. O. ausdrücklich für die vier Arten der Sektion I *Tetraspermium* (*A. scandens* Engl., *rigidulum* Schott, *trinerve* Miq., *margaricarpum* Sodiro), weiter für das die Sektion III *Porphyrochitonium* allein bildende *A. Scherzerianum* Schott und bei einzelnen Arten der Sektion X *Urospadix*, wie *A. Willdenowii* Kth., *punctatum* N. E. Brown und *Pohlianum* Engl. Außerdem kommen noch gemäß der Angabe „Folia punctata" oder „nigro- oder brunneo-punctata" oder „punctis impressis rubris vel castaneis" usw. zunächst die folgenden Arten in Betracht: aus Sektion IV *Pachyneurium* *A. tricarinatum* Sodiro; aus Sektion VI

Leptanthurium *A. gracile* Engl.; aus Sektion VIII *Xyalophyllium* *A. glanduligerum* Engl., *laciniosum* Sodiro, *Purdieanum* Schott, *stipitatum* Bth. und *tenuinerve* Sodiro; aus Sektion X *Urospadix* *A. Binotii* Linden, *crassifolium* N. E. Brown, *Durandii* Engl., *Pohlianum* Engl., *punctatum* N. E. Brown, *Trianae* Engl. und *turrialbense* Engl.; aus Sektion XII *Digitinervium* fast alle Arten, nämlich *A. atroviride* Sodiro, *conterminum* Sodiro, *elatius* Sodiro, *Engleri* Sodiro, *miconiifolium* Sodiro, *oblongifolium* Sodiro, *ovatum* Sodiro, *pachyphyllum* Sodiro, *pangoanum* Sodiro, *quitense* Sodiro, *rhodostachyum* Sodiro, *Söderströmii* Sodiro, *subellipticum* Sodiro, *subtruncatum* Sodiro und *trisulcatum* Sodiro; aus Sektion XV *Calomystrium* *A. leucostachyum* Sodiro. Wodurch die folia „albido-punctata" von *A. annulatum*

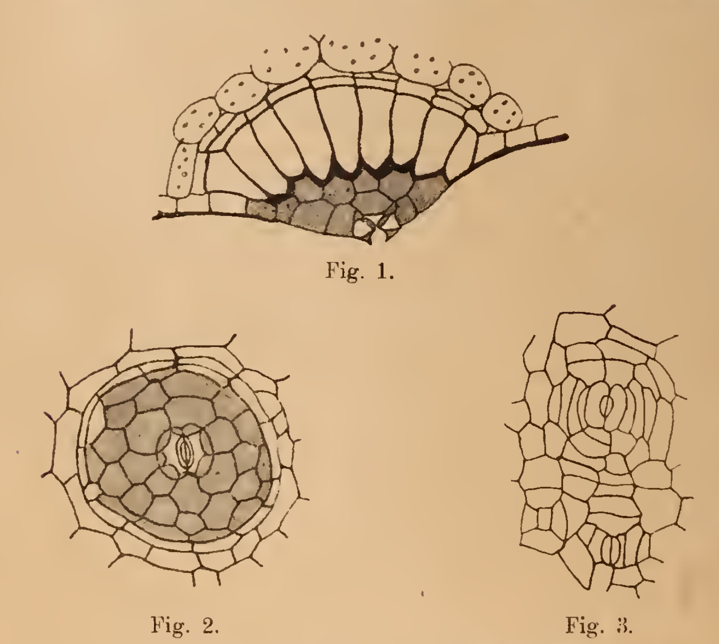


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.

Fig. 1—3: Drüsenflecke von *A. Scherzerianum*.
1—2 in ausgebildetem, 3 in jungem Stadium.

Sodiro und die folia „pellucido-punctata" von *A. aristatum* Sodiro, *lepturum* Sodiro, *oxyphyllum* Sodiro und *spathulatum* Sodiro verursacht werden, ist erst noch festzustellen.

Ich konnte in erster Linie die Drüsenflecke von *A. Scherzerianum* (Fig. 1—3) und zwar an lebendem Material, untersuchen. Dieselben bilden an den ausgewachsenen Blättern auf beiden Blattseiten zahlreiche schwarze bis hellbraune Punkte, die zuweilen warzig aussehen und an der Oberseite häufig auch in seichte Vertiefungen der Blattfläche eingesenkt sind; unterseits sind sie zahlreicher als oberseits. Die Drüse springt, wie die Untersuchung in quellenden Flüssigkeiten zeigt, eigentlich über die Blattoberfläche hervor; ihre mit braunem Inhalt erfüllten, abge-

storbenen Zellen sinken erst sekundär zusammen. Im völlig ausgebildeten Zustand zeigt sie im Flächenschnitt (Fig. 2) eine scheibenförmige, mit dem braunen Inhalt erfüllte Epidermiszellengruppe aus ziemlich isodiametrisch-polygonalen Zellen, welche in ihrer Mitte ein Schließzellenpaar enthält und an ihrem Rand von einem wenigschichtigen Kranz aus in radialer Richtung schmalen, in tangentialer Richtung gestreckten, farblosen Epidermiszellen umschlossen wird. Unter der Mitte dieser Zellenscheibe (Fig. 1) befindet sich ein verschieden stark entwickelter, in der Mitte bis zu 2 Zellen dicker, konvex nach innen vorspringender Zellkomplex, dessen Zellen im Blattdurchschnitt wie im Flächenschnitt rundlich-polygonal und mit demselben braunen Inhalt, wie die mittleren Epidermiszellen der Scheibe, versehen sind. Gegen das Mesophyll zu ist die Drüse durch eine weitere, konvex gegen das Mesophyll zu vorgewölbte, halbkugelige und farblose Zellschicht abgegrenzt, deren Zellen palisadenartig gestreckt und mit ihrer Längsaxe radial zum Spaltöffnungsapparat der Drüse gerichtet sind. Im Anschluß an sie finden sich gegen das Mesophyll noch 1—2 Lagen aus meist niederen plättchenförmigen Zellen, die in ihrer radiären Lagerung den Palisadenzellen entsprechen und mit diesen aus denselben Mutterzellen hervorgegangen sind. Zuweilen kommen kleine Abänderungen in der Struktur vor, indem die Palisadenzellen sich mit ihren Außenenden papillenartig von einander ablösen oder indem die sich an die Palisadenzellen gegen das Blattinnere zu anreihenden Zellen auch mehr oder weniger palisadenartig gestreckt sind. Die mit braunem Inhalt erfüllten Zellen der Drüse haben Zellulosewände bis auf die Kutikula der epidermalen Zellen, welche übrigens nur dünn ist, während in den gewöhnlichen Epidermiszellen die ganze dicke Außenwand kutikularisiert ist und die Kutikularisierung sich auch noch auf die äußersten Teile der Seitenwände erstreckt. Die farblosen Palisadenzellen, die mit besonders dicken vorgewölbten Wänden an die braunen Zellen grenzen und am Rand des Drüsenkörpers die Epidermis berühren oder zuweilen in diese selbst vordringen, haben verkorkte Wände, ebenso ein Teil der dann ebenfalls dickwandigen Zellen, die sich an die Palisadenzellen gegen das Mesophyll zu anschließen. Mit Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure färben sich die kutikularisierten Teile der Epidermis tiefbraun; sie widerstehen der Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure und geben mit Sudan III die charakteristische Färbung; die beiden zuerst genannten Reagentien haben an den Palisadenzellenwänden und zum Teil auch an den Wänden der Plättchenzellen gleichen Erfolg; die Färbung mit Sudan ist dort eine weniger intensive. Die Reaktionen werden am besten mit durch Javelle'sche Lauge gebleichten Schnitten vorgenommen. Das braune Sekret ist im dünnen Flächenschnitt je nach dem Alter der Drüse tief- oder hellbraun. Das hellbraune färbt sich sowohl mit Kalilauge wie Javelle'scher Lauge alsbald dunkelbraun; mit dem zweiten Reagens tritt allmählich Aufhellung und schließlich Lösung ein. Mit Vanillinsalzsäure ist im hellbraunen und auch im dunkelbraunen Sekret die Blutrotfär-

bung zu erkennen; mit Eisenchloridlösung wird das hell- und dunkelbraune Sekret schwärzlich. Ein in derselben Weise reagierender farbloser Inhalt findet sich auch in vielen Schwammgewebezellen und in einigen Palisadengewebezellen, ohne daß diese auch durch eine besondere Gestalt als Idioblasten hervortreten würden.

Zur Entwicklungsgeschichte der in Rede stehenden Drüsen, welche von mir wegen Mangel der entsprechenden Entwicklungsstadien nicht ganz erschöpfend untersucht werden konnte, ist folgendes anzuführen. Eine 3,8 cm lange und 1 cm breite Blattspreite von *A. Scherzerianum* zeigt noch keine dunkeln Punkte, aber beiderseits schon die eingedrückten Stellen, welche später von den braunen Flecken eingenommen werden. Diese Stellen (Fig. 3) sind auf der Blattunterseite bereits mit den Schließzellenpaaren besetzt, welche auch noch später über der Mitte der braunen Flecke eine Zeitlang erhalten bleiben. Ihre Schließzellen haben einen breit elliptischen Umriß mit einer Längsachse von 30—36 μ in der Flächenansicht, verdickte Außen- und Innenwände, dabei ein weites Lumen und einen deutlichen Vor- und Hinterhof; sie enthalten eine größere Zahl von Stärkekörnern. Sie sind umrahmt von mehreren unregelmäßig konzentrischen Schichten schmaler, in der Richtung des Umrisses der Schließzellenpaare gestreckter Epidermiszellen, die in größerer oder geringerer Zahl gemäß ihrer Entstehung aus derselben Mutterzelle auch in radialen Reihen vom Schließzellenpaar ausstrahlen. Die dem letzteren zunächst gelegenen Zellen enthalten zumeist schon einen Tropfen eines hellen stark lichtbrechenden, später braun gefärbten Sekretes, welches mit Kalilauge nach und nach braun, mit Eisenchloridlösung braun und schwärzlich, mit Vanillinsalzsäure blutrot wird, mit Javellescher Lauge zuerst braun wird und dann sich entfärbt und löst. Unter den Schließzellen sind die besonderen Zellen der fertigen Drüsen noch nicht entwickelt. Die subepidermale Zellage der Blattunterseite besteht in unserem Blatt gleich dem übrigen Schwammgewebe noch aus rundlichen, nur etwas kleineren Zellen und zeigt an dieser Stelle lediglich eine Unterbrechung durch eine kleine Atemhöhle. Sekretorischer Inhalt fehlt in den subepidermalen Zellen noch ganz; ebenso die Herausbildung der Palisadenzellen. Ähnlich verhalten sich die analogen Stellen an der Blattoberseite. Die Schließzellenpaare sind echte Spaltöffnungsapparate und keine Hydathoden. Durch plasmolytische Versuche mit Salpeterlösung und Glyzerin ließ sich deutlichst der Verschluß der Spalten in den im Wasserpräparat geöffneten Apparaten bewirken. Sie sind primäre Luftspalten, welche in ihrer Entwicklung den sekundären, größeren, späterhin in großer Zahl auf der Blattunterseite und in geringer auch auf der Oberseite vorhandenen (mit 60 μ Längsdurchmesser) vorangehen und den Gasaustausch des Blattes vor dem Funktionsantritt jener bewirken. An unserem Blatt befinden sich die sekundären Stomata noch in den ersten Stadien ihrer Entwicklung und funktionieren, wie die bekannte Blattprobe mit blauem Kobaltpapier nachweist, noch nicht. Die unterseitige Epidermis zeigt zu dieser Zeit kleine, in der Flächen-

ansicht polygonale Zellen von etwa 21 μ (gegenüber 60 μ im ausgewachsenen Blatt) Durchmesser und mit dem relativ großen Zellkern im Innern, sowie dazwischen die besonders plasmareichen, noch ungeteilten oder bereits längsgeteilten Mutterzellen der Schließzellenpaare mit einem Längsdurchmesser von 15 μ und weniger), in deren Umgebung die Nachbarzellen hier und dort im Begriff sind, zum künftigen Spalte parallele Nebenzellen herauszuschneiden. Gleiche Entwicklungsstadien der sekundären Stomata, aber in geringer Zahl, trifft man auch auf der oberen Blattfläche an. Zur Vervollständigung der gemachten Angaben ist zunächst noch anzuführen, daß ich an dem jungen Blatt auch einige gleichgroße primäre Spaltöffnungsapparate sah, in deren Umgebung die Zellteilung unterblieben war und sohin die Umrahmung mit den schmalen, konzentrisch, wie radiär angeordneten Zellen fehlte, dann noch, daß ich auf beiden Blattflächen hier und dort pathologisch veränderte, funktionslose primäre Spaltöffnungsapparate antraf, die wohl mit den charakteristischen Umrahmungszellen versehen waren, aber nur die eine halbmondförmige Schließzelle besaßen, während die andere durch ein paar dünnwandige Zellen ersetzt war.

Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, welche für die der Drüsen mit von Belang ist, führe ich noch folgendes in Bezug auf das in Rede stehende Entwicklungsstadium an. Das etwa 0,4 mm dicke, mit einer typischen und relativ schon derben Kutikula bedeckte Blatt zeigt unter der oberseitigen Epidermis zwei Zellschichten, deren Zellen dicht gelagert, aber nieder und breit sind und noch keine Spur von Palisadengestalt haben, während das übrige Mesophyll bis zur unterseitigen Epidermis aus rundlichzelligem und kleinlückigem Parenchym zusammengesetzt ist. Die oben erwähnten Sekretzellen des ausgewachsenen Blattes sind auch schon vorhanden und erscheinen deshalb viel reichlicher als dort. Sie machen sich im durchfallenden Licht als feine rötliche Punkte bemerkbar. Unter dem Mikroskop läßt sich dann feststellen, daß sie einzeln oder zu zwei oder mehr beisammen liegen, daß sie kein Chlorophyll enthalten und daß sie mit einem stark lichtbrechenden rosafarbigen Inhalt erfüllt sind. Die Rosafärbung ist durch die Infiltration mit einem anthocyanartigen Farbstoff verursacht, da sie mit Kalilauge und Javelle'scher Lauge zunächst in Blau umschlägt. Dieser Anthocyangehalt, den ich früher auch in ähnlich beschaffenen Sekretzellen der Hydrocharitaceen wahrgenommen habe, ist aber Nebensache. Wesentlich ist, daß der Inhalt die gleichen Reaktionen gibt, wie das Sekret in den Umrahmungszellen der primären Spaltöffnungen des jungen Blattes und wie das Sekret der Sekretzellen des ausgewachsenen Blattes. Mit Kalilauge oder Javelle'scher Lauge folgt auf die Blaufärbung eine Braunfärbung, welche bei der Einwirkung des zweiten Reagens allmählich abblaßt; mit Eisenchloridlösung tritt wieder die schmutzig braun-schwärzliche Tinte auf; mit Vanillinsalzsäure wird das Sekret krumös und blutrot.

Aus dem Vergleich der fertigen Drüse mit dem geschilderten Entwicklungsstadium geht hervor, daß später die schmalen Zel-

len in der nächsten Umgebung der primären Luftspalten zu in der Flächenansicht polygonalen Zellen auswachsen, während die peripherischen ihre Zellengestalt behalten und daß sich schließlich fast der ganze Epidermiszellenkomplex bis auf die äußeren Zellen mit dem zuletzt braungefärbten Sekret anfüllt, weiter daß unter dem letzteren eine Gruppe von Mesophyllzellen die gleichfalls mit braunem Inhalt versehene subepidermale Zellgruppe bildet und daß im Anschluß an diese eine halbkugelig in das Mesophyll vorspringende Zellgruppe aus größtenteils dem Blattgrundgewebe, am Rand auch der Epidermis zugehörigen Zellen, nach Art eines Phellogens, nach außen zunächst die farblosen, zuletzt verkorkten Palisadenzellen und mitunter auch noch die eine oder andere zellulosewandige oder verkorkende Zelle abspaltet. Durch die Verkorkung der Palisadenschicht wird die Drüse aus dem Verband mit dem lebendigen Blattgewebe ausgeschaltet.

Die in Rede stehenden Drüsen erinnern an die bekannten Korkwarzen, welche bei vielen Dikotyledonen an den Blättern vorkommen. Diese entstehen gleich den Drüsen der Anthurium-Arten und gleich den Zweig-Lentizellen stets unter einer Spaltöffnung; sie bestehen auch aus einem halbkugeligen, in das Blattgewebe vordringenden Zellkomplex. Derselbe wird aber im wesentlichen von niederen Korkzellen gebildet, die, in radiäre Reihen angeordnet, von dem zentralen Schließzellenpaar ausstrahlen und von einer phellogenähnlichen Zellschicht nach außen abgespalten werden. Brauner gerbstoffhaltiger Inhalt ist auch in den Zellen dieser Korkwarzen vorhanden.

Außer der lebenden Pflanze von *Anthurium Scherzerianum* stand mir noch Herbarmaterial von *A. Hookeri* Kth., *scandens* Engl., *trinerve* Miq. und *Willdenowii* Kth. aus dem Münchener Botanischen Museum zur Verfügung. Bei den beiden zuerst genannten Arten sind die braunen (bei *A. Willdenowii* hellbraunen) Punkte auf beiden Blattflächen, bei den zwei anderen nur unterseits zu sehen. Die Struktur der Drüsen ist im wesentlichen dieselbe wie bei *A. Scherzerianum*. Im Umkreis der Drüsenfläche finden sich schmale, tangential gestreckte Epidermiszellen, zu wenigen oder mehr in radialer Richtung hintereinander. Stets läßt sich auf Querschnitten die halbkugelig in das Blattinnere vorspringende sekret- und farbstoffreie Palisadenschicht mit ihren vom Mittelpunkt der Drüsenoberfläche ausstrahlenden derbwandigen Zellen erkennen. Nur die dünnwandigen über der Palisadenschicht gelegenen, epidermalen und inneren braunen Zellen der Drüse sind an den ausgewachsenen Drüsen mitunter wenig, oft nur mit ihrem braunen Inhalt, erhalten und der zentral gelegene Spaltöffnungsapparat ließ sich deutlich nur an der einen oder anderen Drüse von *A. scandens* beobachten. Durch das Zusammensinken der äußeren braunen Drüsenzellen und auch teilweise Verschwinden derselben entstehen die kraterförmigen Vertiefungen inmitten der Drüsenpunkte. Ein getrocknetes junges Blatt von *A. scandens* zeigte mir ein willkommenes, weiter vorgeschrittenes Entwicklungsstadium der Drüse, als das oben beschriebene von *A. Scher-*

zerianum. An allen Drüsen beider Blattseiten sieht man dort in der Flächenansicht zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen (mittl. Durchm. 30 μ, am ausgewachsenen Blatt 60—70 μ) in der Mitte ihrer Außenfläche den Spaltöffnungsapparat (oberseits mit 21 μ, unterseits mit 27—30 μ Längsdurchm., im ausgewachsenen Blatt Durchm. 45 μ), umschlossen von einem mehrschichtigen Kranz von Zellen, die wieder durch ihre strahlenartige Anordnung auf die gemeinsame Abstammung der Zellen eines und desselben Strahles aus einer Dermatogenzelle schließen lassen und von denen die inneren oft mehr polygonal, die äußeren in radialer Richtung zusammengedrückt sind. Unter diesen Epidermiszellengruppen, die im Verhältnis zur übrigen Epidermis dünne Außenwände haben, waren hier bereits die inneren dünnwandigen Drüsenzellen und die charakteristische, schon derbwandige Palisadenschicht entwickelt. Entsprechend der vollkommneren Ausbildung der Drüsen zeigte die Blattunterseite auch bereits weiter vorgeschrittene Spaltöffnungsapparate (mit 24 μ und mehr Längsdurchmesser und mit den zwei Nebenzellen), als bei dem jungen Blattstadium von *A. Scherzerianum.*

II. Nach Engler (Pflanzenreich. H. 21. 1905. S. 10) „kommen in den Blättern mehrerer Culcasia-Arten (*C. falcifolia* Engl., *lanceolata* Engl., *parviflora* N. E. Brown, *striolata* Engl. und *tenuifolia* Engl.) im Diachym zahlreiche durchscheinende 1—5 mm lange Sekretschläuche vor, die oft schon mit bloßem Auge an den trockenen Blättern zu erkennen sind, während sie bei anderen Arten (*C. angolensis* Welw.,[1]) *obliquifolia* Engl., *scandens* P. Beauv., und *tubulifera* Engl.) fehlen". Dem gegenüber haben meine an *C. angolensis* (Preuß n. 472, Kamerun, Herb. Monac.), *scandens* (Preuß. n. 1162, Kamerun, Herb. Erlang.) und *C. tenuifolia* Engl. (Preuß n. 542, Kamerun, Herb. Monac.) vorgenommenen Untersuchungen gezeigt, erstens, daß die Sekretbehälter außer bei *C. tenuifolia*, im Gegensatz zu Engler bezw. N. E. Brown, auch bei den zwei anderen Arten vorhanden sind, und zweitens, daß die Sekretbehälter keine Sekretschläuche, sondern langgezogene Sekretlücken sind. Schon in der Abbildung 8 C eines quer durchschnittenen „Sekretschlauches" von *C. striolata* Engl. bei Engler ist als Auskleidung des Sekretraumes ein epithelartiges Gewebe gezeichnet, das als Epithel einer Sekretlücke zu deuten ist. Ganz einwandfrei zeigten die richtige Natur der in Rede stehenden Sekretionsorgane meine Blattquerschnitte von *C. angolensis*, wo die Sekretbehälter nur in den größeren Nerven, dort unterseits und rechts und links von dem Bastteil des einzigen Leitbündels verlaufen; die innersten Zellen des 2—3-schichtigen Epithels wölben sich in ihrer Mehrzahl konvex, fast papillenartig, in den Sekretraum vor und selbst eine sehr dünne Schlauchwand hätte sich infolge davon unschwer erkennen lassen müssen, war aber nicht festzustellen. Ebenso gute Querschnitte durch die Blattmittelrippe und den Blattstiel von *C. tenuifolia.* Was die

[1]) Auch N. E. Brown (Flora of Trop. Africa) spricht bei dieser Art von „no glands".

von mir geprüften Arten anlangt, so fand ich die Sekretlücken zunächst im Blatt, bei *C. scandens* schwach durchsichtige, bis 3—4 mm lange Strichelchen bewirkend, welche letzteren übrigens auch schon Engler (l. c., S. 303) erwähnt, unabhängig von den Nerven, frei im unterseitigen Blattgewebe (Schwammgewebe), bei *C. angolensis* nur in Begleitung der größeren Nervenleitbündel und zwar in der oben bereits beschriebenen Lagerung, bei *C. tenuifolia* nur in der Mittelrippe und ebenso im Blattstiel, und zwar in dem peripheren kollenchymatischen Gewebe der Blattunterseite. Bei *C. scandens* sah ich sie weiter auch im Grundgewebe der Mittelrippe, nach unten von den untersten Leitbündeln und dann noch im Rindengewebe der Achse. Im letzteren sind sie sehr langgestreckt, scheinen aber nicht wirkliche Gänge zu sein, sondern vielmehr geschlossene Enden zu haben. Das Epithel ist dort zartwandig 2—3-schichtig; seine Zellen sind in axiler Richtung gestreckt. Bemerkenswert ist noch, daß diese rindenständigen Sekretlücken häufig in ihrem Umkreis von 1—3 schwach sklerosierten und getüpfelten, langgestreckten faserartigen Zellen begleitet sind, und daß ich ähnliche sklerosierte Begleitzellen bei derselben Art auch im Längsverlauf der im Mesophyll und in der Mittelrippe des Blattes gelegenen beobachten konnte. Dieses Vorkommnis erinnert einigermaßen an die viel stärker entwickelten mechanischen Scheiden der Sekretgänge bei den *Philodendron*-Arten[1]). Vom Sekret fand ich nur ölig aussehende Reste. In den kurzen Haftwurzeln von *C. scandens* fehlen die Sekretlücken vollständig. Die Sekretlücken sind zweifellos für die Gattung *Culcasia* charakteristisch. Mit der bloßen Angabe der Systematiker „folia striolata" und ähnlichem ist aber ihr Nachweis noch nicht erbracht. Die „striolae pellucidae" der Blätter von *C. striolata* Engl. werden tatsächlich durch die Sekretlücken nach Engler (Fig. 8, B und C) hervorgerufen. Der „Lamina varie striolata" von *C. tenuifolia* Engl. liegen hingegen lange Raphidenschläuche zu Grunde, die dort neben kurzen vorkommen. Bei *C. tenuifolia* sind die Sekretlücken, wie schon oben erwähnt wurde, auf die Mittelrippe der Blattspreite beschränkt und verursachen keine durchsichtigen oder durchscheinenden Streifchen oder Strichelchen.

Culcasia ist übrigens nicht die einzige Araceen-Gattung, welche interzellulare Sekretbehälter mit öligem oder harzigem Sekret hat. Solche und zwar oft gangartig ausgebildete Sekretlücken oder Sekretgänge finden sich nach den Angaben in der Literatur auch bei den Philodendroideen *Homalonema* incl. *Chamaecladon*, *Philodendron* und *Schismatoglottis*, sowie bei der Lasioidee *Rhektophyllum*. Mit Rücksicht darauf, daß Sekretgänge oder Sekretlücken im allgemeinen erfahrungsgemäß für das Genus charakteristisch sind, habe ich Veranlassung genommen, die auffallende Angabe von Trécul (in Compt. rend. Acad. Paris. LXII. 1866. S. 29 sqq., auch in Adansonia. VII. 1866—67, S. 203 sqq.) nachzuprüfen, daß bei *Homalonema Wendlandii* Schott die Sekretgänge fehlen, während Engler (Pflanzenwelt. H. 55. 1912. S. 11) die Se-

[1]) S. insbes. Möbius, Mechan. Scheiden der Sekretbehälter. (Pringsheim, Jahrb. XVI. 1885. S. 279—291.)

kretgänge bei *H. picturata* Regel und *Wallisii* Regel aus derselben Sektion *Curmeria* angetroffen hat, zumal die Ausnahme auch von Engler bestätigt wurde. Die Untersuchung von authentischem Material, welches ich gütigst durch Herrn Geheimrat Engler erhielt, hat ergeben, daß gangartige Sekretionsorgane sowohl in der Spreite als auch im Blattstiel vorkommen. In der Spreite folgen sie zum Teil dem Verlauf der schwächeren Nerven, entfernen sich aber, wenn diese ausbiegen, streckenweise von ihnen, indem sie den geraden Verlauf bevorzugen, zum Teil verlaufen sie auch seitlich von den großen Nerven, stets in der oberen Hälfte des Mesophylls; die zuerst erwähnten Sekretbehälter sind bisweilen im getrockneten Blatt auch schon als durchscheinende Linien sichtbar. Im Blattstiel fand ich die Sekretionsorgane in dem peripherischen Kollenchymgewebe eingelagert. Bemerkenswert ist noch, daß die in der Nähe der großen Blattnerven gelegenen Sekretgänge in ähnlicher Weise wie bei *Culcasia* (s. oben), mitunter von mechanischen Zellen begleitet sind.

Im Anschluß daran bespreche ich die bisher noch nicht näher gekannten „sessile superficial glands“ der Culcasia-Blätter, welche N. E. Brown in Thiselton Dyer, Flora of trop. Africa VIII. 1902. S. 173 neben den „immersed linear or dot like glands“, d. s. die Sekretlücken, in der Gattungsdiagnose von *Culcasia* anführt. Ausdrücklich erwähnt sind sie mit dem Zusatz „crater shaped, whitish in the dried state“ für das Blatt von *C. parviflora* N. E. Brown. Mit ihnen sind wohl gemeint die kleinen, gerade noch mit freiem Auge sichtbaren, warzigen an der Spitze kraterartig eingedellten hellen Punkte, die z. B. auch bei *C. scandens* auf den beiden Blattflächen, zumeist einem kleineren Nerven angelehnt, auch auf der Mittelrippe gelegen und auch ganz unabhängig von den Nerven vorkommen. Pathologisch, etwa durch Insektenstiche verursacht, sind diese Gebilde gewiß nicht; sie finden sich übrigens nicht nur bei dem oben angeführten Exemplar von Preuß, sondern auch bei Zenker n. 2545 Kamerun (Herb. Monac.) und zwar mit derselben Struktur. Ihre vorgewölbte Außenwand wird von einer Epidermiszellengruppe gebildet, deren Mitte von 1—3 Schließzellenpaaren eingenommen wird, an die sich zunächst dünnwandige Epidermiszellen und im weiteren Umkreis schwach sklerosierte und zugleich getüpfelte Epidermiszellen, dann schließlich wieder dünnwandige, zum Teil tangentialgestreckte und schmale in einem Kranze anschließen. Den gewöhnlichen großflächigen Epidermiszellen beider Blattseiten gegenüber, in welche die Epidermiszellen in der Umgebung der Drüse allmählich übergehen, haben die Zellen dieser epidermalen Zellplatte nur geringe Durchmesser in Richtung der Blattfläche; ihre Stomata sind mit 10 μ Längsdurchmesser nicht viel kleiner, als die gewöhnlichen Luftspalten. Unter dieser Zellenplatte liegt ein fast kugeliger, in den Blattmaschen beinahe die ganze Blattdicke durchsetzender Zellkomplex aus dünnwandigen, zum Teil palisadenartig, zum Teil anders gestalteten Zellen, welche auch Atemhöhlen im Anschluß an die Stomata einschließen, ein Zellkomplex, welcher gegen das Innengewebe des Blattes und auch gegen die dünnwandigen Teile der Epidermis durch eine Hülle aus schwach skle-

rosierten und getüpfelten rundlichen oder polyedrischen Zellen abgegrenzt ist. Da, wo die Drüsen an die Nervenleitbündel angrenzen, nehmen die letzteren streckenweise an der Abschließung mit Anteil. Ein Eindringen von Tracheenendigungen in das dünnwandige Gewebe der Drüse konnte trotz zahlreicher wohlgelungener Serienschnitte nirgends festgestellt werden; nur eine stellenweise seitliche Anlagerung der Tracheen eines Leitbündels habe ich einmal im Mittelnerv gesehen. Bemerkenswert ist, daß die sklerosierten Zellen trotz ihrer im gebleichten Schnitt gelblichen Wandfarbe keine Holzreaktion geben; ihre Wand färbt sich aber mit Jodkaliumlösung gelblich und ihre äußere Wandlamelle widersteht der Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure. Das oben beschriebene äußere Aussehen der Drüse findet durch die Struktur seine Erklärung. Die dünnwandigen Gewebeteile in der Mitte der Außenfläche sind im getrockneten Blatt eingesunken, während die sich anschließenden sklerenchymatischen Zellen die warzenartige Hervorragung veranlassen. Ein besonderes Sekret ist im dünnwandigen Gewebe der Drüse nicht enthalten. Über die Funktion der Drüsen läßt sich zunächst nichts bestimmtes sagen. Mit den Hydathodenapparaten der Blattspitzen, die bekanntlich bei manchen tropischen Araceen, z. B. *Colocasia antiquorum*, ein förmliches Tropfen der Blätter durch reichliche Wasserausscheidung verursachen, sind sie auch anatomisch nicht zu vergleichen. Sie kommen, wie ich noch nachträglich feststellen konnte, auch bei *C. tenuifolia* vor.

III. Die bei den Araceen längst gekannten und viel beschriebenen, als zweiarmige oder H-förmige oder sternhaarartig ausgebildete innere Haare bezeichneten Spikularzellen sind zunächst vor allem in bestimmten Monsteroideen-Gattungen nachgewiesen. Die entgegenstehenden Angaben in der Literatur über ihr Auftreten in anderen Araceen-Gruppen erklären sich zumeist dadurch, daß die betreffenden Arten doch Monsteroideen sind. So ist es mit *Heteropsis ovata* Miq., für welche neben „*Pothos Rumphii*" Van Tieghem (Structure des Aroidées, Ann. sc. nat. Sér. 5. T. VI. 1866. S. 139 bzw. 169 und pl. 8 fig. 16) den Besitz innerer Haare hervorhebt und welche synonym mit *Monstera pertusa* De Vriese *Jacquinii* Engl. ist, und ebenso mit *Pothos celatocaulis* Hort. non N. E. Brown = jetzt *Monstera lateraginata* Engl. et Krause[1]), bei welcher Engler (Pflanzenreich. Heft 21. 1905. S. 44) im Zweig und Blattstiel die haarartigen Spikularzellen beobachtet hat, während die Angabe der Haare für *Anthurium Wagenerianum* bei Hanstein (Milchsaftgefäße.

[1]) Auch Beck gibt in Lotos. LX. 1912. S. 192 für einen Pothos „Ceratocaulon", welcher sehr wahrscheinlich zu *P. celatocaulis* Hort. gehört, die in Rede stehenden Gebilde an. Der im Erlanger Garten befindliche, aus Würzburg stammende *P. celatocaulis*, dessen Spreitengröße und -Nervatur nicht ganz der Diagnose Englers für *P. celatocaulis* N. E. Brown entspricht, während der sehr kurze, länger bescheidete Blattstiel und die Spreitenform zutrifft, besitzt in Übereinstimmung mit Englers Angabe für die Brownsche Art weder in der Achse noch in dem Blattstiel die inneren Haare.

Berlin. 1864, in der Figurenerklärung S. 90 zu Taf. VII, Fig. 12—17), nicht im Einklang mit Van Tieghem (l. c. S. 164), augenscheinlich nur auf eine falsche Bezeichnung der untersuchten Pflanze in der Figurenerklärung zurückzuführen ist, da im Text, S. 46, die Figuren 12—17 auf *Monstera* bezogen werden. Anders ist es mit der Angabe für die von Van Tieghem unter dem Namen „*Pothos Rumphii*“ untersuchte Art, welche tatsächlich zu *Pothos Rumphii* Schott gehört und sohin einen ersten konstatierten Fall des Vorkommens der inneren Haare außerhalb der Monsteroideen bildet. Engler hat in den Suites au Prodromus II. 1879. S. 12, den *Pothos Rumphii*, welcher Interzellularhaare besitzt, zur Monsteroidee *Cuscuaria* gerechnet. Anläßlich seiner Bearbeitung der Monsteroideen für die Pflanzenwelt (Heft 37. 1908. S. 15) führt er aber bei der Besprechung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Monsteroideen zu den Pothoideen die mit dafür sprechende Tatsache an, daß auch er neuerdings bei *Pothos Rumphii* Schott die Spikularzellen gefunden hat. Ich selbst habe Gelegenheit gehabt, das Originalmaterial des *Pothos Rumphii* aus dem Leidenerherbar anatomisch zu untersuchen und dabei festzustellen, daß die Van Tieghem'sche Pflanze *Pothos Rumphii* ist. Das Originalexemplar besitzt nämlich die von Van Tieghem beschriebenen charakteristischen rindenständigen Leitbündel, deren Holzteil zumeist nur ein einziges sehr weites Tüpfelgefäß einschließt und zeigt auch die von Van Tiehem gezeichnete, relativ beträchtliche Querschnittsgröße der inneren Haare. Die letzteren treten sehr reichlich in der Rinde der vegetativen Axe (Material von Banda) und in dem lockeren Gewebe des Blattstiels (Material von Koorders n. 16143 β, Celebes) auf, sowie auch noch, aber nicht so zahlreich, zwischen den Leitbündeln im untersten Teil der Blattmittelrippe (Banda). Sie haben eine sehr verschiedene Gestalt (zweiarmig, zuweilen mit kurzen Seitenästen am Fußteil, oder H-artig, dabei zumeist der eine Parallelstrahl mit seinen beiden Armen kürzer, als der andere) und Länge (bis 1,4 mm); ihr Durchmesser erreicht in dem mittleren getüpfelten Teil bis 36 μ; die Zellwand ist stark verdickt und verholzt. Aus dem Leidenerherbar habe ich noch zwei andere mit *P. Rumphii* verwandte *Pothos*-Arten aus derselben zur Sektion *Allopothos* gehörigen Series der *Longevaginati* Engl. zur Untersuchung erhalten, nämlich *P. inaequilaterus* Engl. (Korthals, Sumatra) und *P. oxyphyllus* Miq. (Blume, Java). Das Ergebnis derselben war aber, daß diese zwei Arten weder in der Axe, noch in dem Blattstiel und der Blattspreite haarartige Spikularzellen besitzen. Bei *P. oxyphyllus* allein fand ich im Grundgewebe des Blattstiels zwischen den regellos zerstreuten Leitbündeln zahlreiche kurze Steinzellen, die auch hin und wieder mit einem kurzen Ast versehen sind, jedoch selbst dann gewöhnlichen verzweigten, geschweige haarartigen Spikularzellen viel ferner stehen, als den unverästelten Steinzellen.

Einen zweiten Fall des Vorkommens innerer Haare außerhalb der Monsteroideen habe ich bei den beiden Arten

der Lasioideen-Gattung *Montrichardia*. *M. arborescens* Schott (Martius, Japura und Othmer, Trinidad. Herb. Monac.) und *M. linifera* Schott (Martius, Bahia, Herb. Monac.) nachweisen können. Die haarartigen Spikularzellen konnten hier zunächst nur im Blattstiel, und zwar sowohl im oberen, wie im unteren Teil desselben, dagegen nicht in der Spreite, festgestellt werden und sind in den weiten Luftgängen des im Querschnitt maschigen Grundparenchyms nicht allzu häufig. Sie sind lange — bei *M. linifera* maß ich bis 15 mm lange — in der Längsrichtung des Blattstiels verlaufende, einfache fadenartige Gebilde, welche im Gegensatz zu den inneren Haaren der Monsteroideen nicht gerade und straff, sondern wellig gebogen, auch ziemlich weitlumig und nur mäßig dickwandig sind und die schief- oder quergestellten Wände oder die Längswände der Luftgänge durchsetzen. Ein deutlicher Stielteil geht ihnen ab. Der Teil, mit dem sie in den Luftraumwänden eingeklemmt sind, zeigt jedoch eine stärkere Ausweitung. In diesem verbreiterten Mittelstück, das augenscheinlich die Stelle der ursprünglichen Haarmutterzelle bezeichnet, findet sich in der Wand eine größere Zahl schief gestellter Spaltentüpfel, in ähnlicher Weise, wie mitunter in den Stielteilen der Monsteroideen-Haare Tüpfel vorkommen; dort allein sieht man auch nach der Mazeration mit dem Schultze'schen Gemisch größere vakuolig aussehende Inhaltsmassen. Bei Behandlung der Haare von *M. linifera* mit Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure tritt eine Blaufärbung der verdickten Zellwand auf, die sohin aus Cellulose besteht. Jedoch ist nach außen von der blau gefärbten Membran noch ein dünnes braunes Häutchen sichtbar, das sich gerade so, wie bei der bekannten Einwirkung der genannten Reagentien auf die Baumwollenfaser, als Spiralband oder auch in anderer Form abhebt und auch der Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure widersteht.

Im Anschluß an die zuletzt geschilderte Reaktion der Haarwand von *M. linifera* füge ich noch bei, daß ich mit den vergleichshalber untersuchten inneren Haaren der Monsteroidee *Spathiphyllum Kochii* Engl. et Krause ganz analoge Reaktionen erhalten habe, während bei *Monstera deliciosa* Liebm. Buch (Sklerenchymzellen. Diss. Breslau 1870) nur Gelbfärbung der Zellwand mit Chlorzinkjod und Wiesner (in Österr. Bot. Zeitschr. 1875. S. 4—7) ebenfalls keine Amyloidreaktion erzielt hat. Bei *Spathiphyllum Kochii* färbt sich die verdickte Innenwand blau und ist ebenfalls von einem braunen, kutikulaartigen Häutchen bedeckt, welches zumeist netzartig zerreißt. Außerdem habe ich bei dieser Art zuweilen mit Phlorogluzin und Salzsäure an den dünnen Haaren eine schwache, an den dicken (mit 70 μ Durchmesser) spindeligen der Blattscheide eine intensive Holzreaktion erhalten. Die letztere erzielte ich auch bei den haarartigen Spikularzellen des *Pothos Rumphii* (s. oben).

IV. Noch nicht gekannt war bisher das Vorkommen von Armpalisadenparenchym bei den Araceen. Ich fand dasselbe bei den Pothoideen *Zamioculcas Loddigesii* Schott und *Gonatopus Boivinii* Hook f., zwei Arten, welche früher in ein Genus vereinigt waren und in anatomischer Beziehung überhaupt eine sehr

große Übereinstimmung zeigen, bei der Lasioidee *Nephthytis Poissonii* N. E. Brown und bei der Monsteroideen-Gattung *Spathiphyllum (Sp. cochlearispathum* Engl. und *Kochii* Engl. et Krause). Die betreffenden Zellen sind breit und im Blattquerschnitt nach oben hin meist mit 2—3 kürzeren oder längeren breiten Armen versehen, welche durch entsprechende deutliche Längsfalten, mit schmalen Interzellularen dazwischen, von einander getrennt sind, oder durch Längslamellen, die durch Verwachsung der sich berührenden Faltenwände hervorgegangen sind und am freien Ende häufig noch eine kleine, im Schnitt knopfige Anschwellung zeigen. Seltener sind annähernd H-artige Zellformen, die durch Faltenbildung von oben und unten her entstanden sind. Ein sehr bemerkenswertes Strukturverhältnis des Schwammgewebes ist weiter für *Dieffenbachia Seguine* Schott (Fig. 4) und *picta* Schott zu verzeichnen. Das Schwammgewebe besitzt bei diesen Arten große, den unteren Teil der Blatthälfte senkrecht durchsetzende, annähernd prismatische Lufträume, deren Wände von den

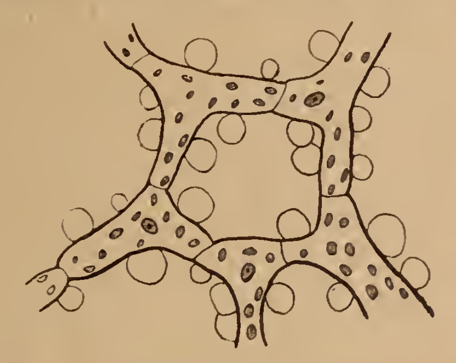


Fig. 4. Schwammgewebe von *Dieffenbachia Seguine.*

angrenzenden und senkrecht übereinander gelagerten flach- und ziemlich langarmigen Schwammgewebezellen gebildet werden. Die die Lufträume begrenzenden Wände dieser Zellen sind nun mit zahlreichen kugeligen, zellenähnlichen, in die Lufträume vorspringenden Gebilden besetzt, deren Membran eine schleimige Substanz einschließt. An jeder Zelle finden sich mehrere, größere und kleinere solche Gebilde. An dem in Luft liegenden Flächenschnitt durch das Schwammgewebe oder auch im Wasserschnitt, wenn die Luft aus den Interzellularen nicht verdrängt wurde, treten die in Rede stehenden Gebilde als starklichtbrechende, schwarz umränderte Kugeln entgegen. Wo sie mit Wasser in Berührung kamen, erscheinen sie als halbkugelige oder kugelige, der äußeren Zellwand der Schwammgewebezellen aufgesetzte blasige Körper, die mit einem hellen Inhalt erfüllt sind. Bei Behandlung der Schnitte mit Tuschlösung erhält man, wenn eine Reihe der Blasen angeschnitten ist, deutliche Schleimreaktion; abgerissene Blasen findet man in der umgebenden Tuschlösung, umflossen von dem charakteristischen Schleimsaum. An dünnen Schnitten sieht man bei

Einwirkung von Alkohol den der Luftraumwand anliegenden zusammengezogenen Schleim, der nach Wasserzusatz aufquillt. Die unverletzten Kugeln sinken bei Behandlung entsprechender in Wasser verbrachter Schnitte mit Alkohol zusammen; ihr Inhalt wird trübe; auf Wasserzufuhr hin quellen die Gebilde wieder zur Kugelform auf und ihr Inhalt wird wieder hell. Mit Jodjodkaliumlösung und konzentrierter Schwefelsäure ist zumeist nur eine ganz minimale und vorübergehende Blaufärbung der Kugelmembrane zu beobachten; dann tritt Lösung des ganzen Gebildes ein. In einem Schnitt fand ich aber auch Kugeln, deren Membran sich mit den zuletzt angeführten Reagentien braun färbte und auch nach längerer Einwirkung der Säure sich nicht löste und sohin kutikularisiert war. Die unverletzten Schleimkugeln bleiben auch beim Bleichen mit Javelle'scher Lauge erhalten, gerade so wie auch der Schleim der verschleimten Epidermiszellen bei den Dikotylen, wenn die verschleimte Membran nicht angeschnitten wird, sich in der Lauge erhält. Wenn sie sehr zahlreich sind und stark quellen, so treten benachbarte in Berührung und haben dann abgeplattete seitliche Berührungswände. Augenscheinlich sind diese Schleimkugeln durch Metamorphose von bestimmten Wandstellen der Schwammgewebezellen entstanden und dienen zur Festhaltung überschüssigen Wassers.

V. An fünfter und letzter Stelle komme ich nun noch auf besondere Strukturen der Raphidenbündel (Fig. 5–7) zu sprechen, welche mir bei meinen Untersuchungen gelegentlich entgegentraten. Zuvor sollen aber die bereits in der Literatur erwähnten eine kurze Berücksichtigung finden. Für zahlreiche Araceen sind haarartige Raphidenschläuche im großlückigen Grundgewebe beschrieben, welche entweder mit dem einen Ende zwischen den Wandzellen der Lücken eingefügt sind und mit dem übrigen größten Teil ihres Körpers frei in den Luftraum ragen, oder aber mit ihrem mittleren Teil in der Scheidewand von zwei benachbarten Lücken eingeklemmt sind und mit den beiden Enden in die zwei, durch die Scheidewand von einander getrennten Lükken vordringen (Van Tieghem in Ann. sc. nat. Sér. 5. T. VI. 1866; De Bary, Vergl. Anatomie. 1877; Dalitzsch im Botan. Centralbl. XXV. 1886; Porsch, Nähr- und Haftwurzeln von *Philodendron Selloum* C. Koch, in Denkschr. d. Wien. Akad. LXXIX. 1911; Engler und Krause im Pflanzenreich. H. 55. 1912). Diese haarartigen und ebenso auch andere walzen- oder spindelförmige und wenigstens mit ihren spitzen Endigungen in Interzellularräume sich hineinschiebende Raphidenschläuche zeichnen sich häufig dadurch aus, daß ihre Enden gegenüber den mehr oder weniger stark verdickten übrigen Wandteilen je eine verdünnte, oft nur sehr zarte Wandstelle besitzen, aus welcher bei Verletzung des Schlauches die Raphidennadeln, wie Pfeile aus einer Armbrust, herausgeschossen werden; solche Schlauchenden sind zudem häufig auch papillenartig abgesetzt (Turpins „Biforines“, in Ann. sc. nat. Sér. 2. T. VI. 1836, s. auch Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904. S. 469). Ge-

schlossene Raphidenschläuche mit mehr als einem einzigen Raphidenbündel hat schon Gulliver in The Ann. and Mag. of Nat. Hist. XII. 1863. S. 366 für die Früchte von *Arum maculatum* angegeben und weiter nach Beck Ad. Weiß in seiner 1878 erschienenen Anatomie für *Arum* abgebildet, schließlich auch Porsch (l. c.) in der Wurzel von *Philodendron Selloum* C. Koch und Dalitzsch (l. c. Taf. III. Fig. 3) im Blatt von *Anthurium Scherzerianum* Schott gezeichnet. Beck (in Lotos LX. 1912. S. 192) erwähnt sie neuerdings für *Amorphophallus, Sauromatum, Zantedeschia* usw. und fügt folgendes bei: „Gewöhnlich überlagert ein Raphidenbündel staffelweise das andere; manchmal drehen sich die Raphidenbündel fast zapfenartig in einander. Nicht immer liegen die Raphiden parallel zu einander, sondern zerstreuen sich sternartig, als hätte sie ein Schnitt auseinandergerissen."

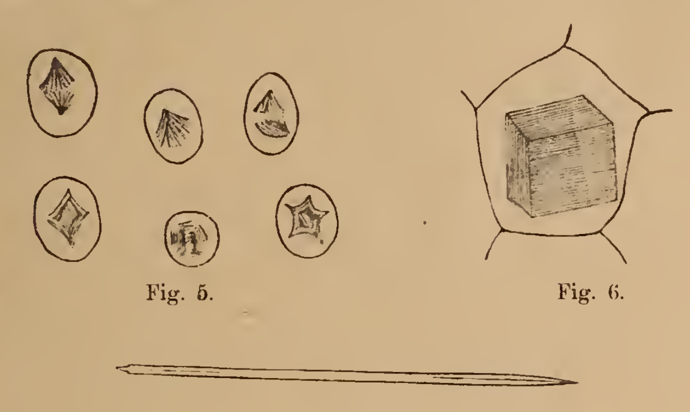


Fig. 5. Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 5—7 Raphiden. Fig. 5 Raphidenbündel von *Symplocarpus foetidus* und Fig. 6 von *Dieffenbachia Seguine*. Fig. 7 Raphidennadel von *Gonatopus Boivinii*.

Im Anschluß an die zuletzt angeführten Beck'schen Angaben erwähne ich zunächst langgestreckte Raphidenschläuche, welche oft ganz erfüllt sind mit relativ kurzen Nadeln, die schief zur Längsaxe des Schlauches und parallel zu einander gerichtet sind; solche kommen im Schwammgewebe von *Culcasia angolensis* Welw. und *scandens* P. Beauv. und im Rindenparenchym von *Pothos scandens* L. vor. Weiter enthalten häufig längere oder langgestreckte Raphidenzellen zwei oder noch mehr bis viele, völlig oder doch annäherungsweise in die Längsrichtung des Schlauches gestellte, ziemlich kurznadelige Kristallbündel, welche in der Mehrzahl der Fälle nicht scharf gegen einander abgegrenzt sind, sondern deren Nadeln oft ineinander bis zur völligen Undeutlichkeit der einzelnen Bündel verschoben sind. So sah ich im Schwammgewebe von *Zamioculcas zamiifolia* Engl. eine Raphidenzelle mit 2, im Blatt von *Anthurium Scherzerianum* Schott, *Arisaema en-*

neaphyllum Hochst., *Arisarum vulgare* Targ. Tozz., *Arum maculatum* L, *Pinellia tuberifera* Ten., *Spathicarpa sagittifolia* Schott Zellen mit 3 und noch mehr bis vielen (*Arum m.*, *Pinellia t.*, *Spathicarpa s.*) solchen Bündeln. Eine Fusionierung von in einer Reihe gelegenen Raphidenschläuchen hat hierbei, wenigstens nach dem Ergebnis der Untersuchung junger Blätter von *Arum m.* und *Pinellia t.* nicht stattgefunden. Aber auch in kurzen Raphidenzellen treten bisweilen die Raphidenbündel in kleinerer oder größerer Zahl auf. Die letzteren sind dann mitunter noch gleich, und zwar parallel zur Längsaxe ihrer Trägerzelle, orientiert; jedoch nicht immer. Im Blattstiel von *Stylochiton Warneckei* Engl. beobachtete ich z. B. einen kurzen Raphidenschlauch mit drei in der Längsrichtung der Zelle und zugleich in einem Dreieck angeordneten Nadelbündeln. In anderen Fällen ist die Lagerung der Bündel eine unregelmäßige; die Bündel schneiden sich in der Nadelrichtung, so z. B. im Blatt von *Aglaonema marantifolium* Bl, *Anthurium Scherzerianum* Schott, *Dieffenbachia Seguine* Schott, *Spathicarpa sagittifolia* Schott. Im Blattparenchym von *Symplocarpus foetidus* Salisb. (Fig. 5) traf ich kurze und breite Zellen an, deren Nadeln entweder bündelweise unregelmäßig angeordnet sind oder von 2 oder noch mehr peripher gelagerten Punkten gegen die Zellmitte zu ausstrahlen, ähnlich wie die Kernfäden einer multipolaren Kernspindel. Eine ganz eigenartige Gruppierung der Nadeln in den Raphidenbündeln fand ich ziemlich regelmäßig in vielen Zellen des farblosen Innenparenchyms der Achse von *Dieffenbachia Seguine* Schott (Fig. 6). Die reich- und dabei nicht sehr langlangnadeligen Raphidenpakete haben dort etwa die Gestalt eines geschlossenen Buches, sohin eines meist niederen vierseitigen Prismas und zwar mit fast gleichseitigen oberen und unteren Deckflächen. Sämtliche Nadeln liegen parallel zu den Deckflächen. Der größte Teil der Nadeln ist in gleicher Richtung orientiert; aber an einer oder an zwei einander gegenüberliegenden Seitenflächen oder an einer Deckfläche und einer Seitenfläche ist eine mehr oder weniger dicke Nadelschicht oder ein förmliches Nadelbündel angelagert, deren Nadeln senkrecht zur Nadelrichtung der Nadelhauptmasse verlaufen.

Die Raphidennadeln sind bei den Araceen fast immer, wie anderwärts, an ihren beiden Enden zugespitzt. Eine auffallende Ausnahme machen nur die Raphidenbündel bei den beiden sehr nahe verwandten Gattungen *Zamioculcas* mit *Z. zamiifolia* Engl. und *Gonatopus* mit *G. Boivinii* Hook. f. (Fig. 7), deren Material ich Herrn Geheimrat Engler verdanke. In Blatt und Blattstiel laufen die bei *Zamioculcas z.* bis 285 μ langen und bei *Gonatopus B.* bis 195 μ langen derben Kristallnadeln nur an dem Ende in die gewöhnliche feine Spitze aus. Am anderen Ende findet sich hingegen eine stiftartig abgesetzte Spitze, in der Form ähnlich den Eisenspitzen, die man an besseren Bergstöcken anbringt. Dazu kommt noch, daß die Nadeln an dem einen Ende oder aber an beiden Enden Längsrillen zeigen. Die geschilderte

besondere Nadelstruktur ist an allen Nadeln vorhanden. Die abgesetzten Spitzen sind dabei in demselben Nadelbündel keineswegs gleichgerichtet, sondern liegen zum Teil an dem einen, zum Teil an dem anderen Ende des Bündels.

Auch die „raphidenführenden Schlauchgefäße" („Schleimröhren" bei Molisch, Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen. 1901. S. 83 sqq.), welche bekanntlich Hanstein bei den Liliaceen, Amaryllidaceen und Commelinaceen entdeckt hat, scheinen bei den Araceen vorzukommen, was genauerer neuer Untersuchung wert ist. Hanstein (Monatsber. d. Berl. Akad. 1859. S. 709) erwähnt sie „bald mit Kristallen, bald mit milchigem Saft erfüllt" im Stengel von *Monstera* und *Pothos*, ohne sie näher geprüft zu haben. Ähnliche Gebilde, die mir ebenfalls Fusionsnatur zu besitzen scheinen, habe ich zunächst in der Wurzel von *Dieffenbachia picta* Schott und *Seguine* Schott wahrgenommen. Sie liegen, wie anderwärts die typischen Schlauchgefäße, im äußeren Rindenparenchym, und enthalten einen körnigen, gerbsäurefreien, schwach milchigen Saft, der sich mit Kalilauge oder Javelle'scher Lauge nicht bräunt, mit Vanillinsalzsäure sich nicht blutrot färbt, mit Jodjodkaliumlösung sich schwachgelb tingiert und mit Alkohol sich etwas zusammenzieht, und eine Längsreihe von Raphidenbündeln einschließt, diese oft zu 2 oder mehr genähert. Auf den Quer- und Längsschnitten sehen diese Röhren wie Interzellulargänge aus; ihre Wand ist nämlich zum mindesten sehr zart oder verschwunden. Der aus dem Querschnitt der lebenden Wurzel herausgetretene Milchsaft bildet unter der Lupe und noch besser unter dem Mikroskop lange wurstförmige Sekretkörper mit den Raphiden im Innern. Weiter habe ich in dem farblosen Blattstielparenchym von *Monstera deliciosa* Liebm. schleimröhrenartige Gebilde gesehen, welche Schleim und eine Längsreihe von Raphidenbündeln enthalten, im Querschnitt durch ihr größeres und eckiges Lumen vor den anderen Gewebezellen hervortreten und eine deutliche eigene Zellwand haben. Ich maß Stücke dieser Sekretelemente mit 4 mm Länge, wobei diese an beiden Seiten offen waren. Aus ihnen stammen die beträchtlichen raphidenreichen, in Alkohol bräunlichen und auch direkt an der Luft sich bräunenden Schleimmassen, welche beim Anschneiden der Blattstiele an der lebenden Pflanze hervorquellen. Im übrigen sind auch schon in der Literatur zwei Fälle von Fusionen der reihenweise angeordneten Raphidenzellen angegeben, nämlich im Blattstiel von *Pinellia tuberifera* von Andr. Meyer (*Atherurus ternatus*, Diss. Bonn 1867) und in der Wurzel von *Amorphophallus* von Lakowitz (*Amorphophallus Rivieri* Dur. und *A. campanulatus* Bl., Diss. Breslau 1881.)

Botanisches Institut der Universität Erlangen.
Im April 1918.

Der allgemeine und spezielle phänologische Einfluß des Meeres.

Von

Oberlehrer **Dr. Georg Ritter**, Bremen.

Inhalt der Arbeit.

1. Die bisherigen Hauptresultate der Phänologie, deren Kenntnis für unser Thema unerläßlich ist 79
2. Das Thema der Arbeit und seine Begründung 82
3. Allgemeine Bemerkungen, betreffend die Behandlung des Themas . . 82
4. Die Vergleiche: A) Bremen — Gießen — Frankfurt 87
   B) Färör — Grebenhain — Annarode — Ulfshuus . . . 90
   (Der Vergleich von Küstenorten [mit seenahen Orten] mit seefernen Orten; der phänologische Einfluß des Meeres im Verhältnisse zu dem der geographischen Breite.)
5. Die Vergleiche: A) Aberystwich — Amsterdam 97
   B) Das Problem der Nordseestationen 100
   a) Middelburg — Werden 101
   b) Wilhelmshaven — Buxtehude 104
   c) Wilhelmshaven — Oldenburg 104
   (Der Vergleich von Küstenorten und seenahen Orten.)
6. Der Vergleich: Porto — New-York 106
   (Der Vergleich zweier Küstenorte desselben Meeres.)
7. A) Über das Verhältnis von (kleinen) Inseln zum Festlande 111
   B) Der Vergleich Long Ashton — Middelburg (das Verhältnis größerer Inseln zu kleineren) 112
8. Die Vergleiche A) Schelle — Amsterdam 114
   B) Schelle — Groningen 117
   C) Baltischport — Pernau 119
   (Der Einfluß der feineren spezifischen Eigenschaften eines Meeres.)
9. Der Sondereinfluß des Meeres auf manche Spezies 123
10. Allgemeine Zusammenfassung der Resultate 125
11. Die Bedeutung dieser Resultate für die theoretische und angewandte Biologie, für Klimatologie und Geographie 130

I. Die bisherigen Hauptresultate der Phänologie, deren Kenntnis für unser Thema unerlässlich ist.

Die phänologische Wissenschaft hat 2 verschiedene Richtungen; die eine derselben verhält sich rein beschreibend, die andere sucht die physiologische Grundlage der periodischen Vegetationserscheinungen zu ergründen, beschäftigt sich mit dem Probleme der „Wärmesummen", „Vegetationskonstanten": Sind gewisse Wärmesummen zur Laub- und Blütenentfaltung, zur Fruchtreife, bis zum herbstlichen Abschlusse der assimilatorischen Tätigkeit, zu Laubverfärbung und Laubfall jeder Pflanzenart notwendig?

Wenn nun wirklich thermische Konstanten bei dem Eintritte der einzelnen Phasen eine Rolle spielen — sei es, daß die Wärmesummen und Phasen zueinander im Verhältnisse von Ursache und Wirkung, sei es in dem der Akkommodation stehen; viele Forscher haben auf die Lösung der Frage der thermischen Konstanten überhaupt völlig verzichtet; ich verbreite mich demnächst in einer großen Sonderarbeit über diese Fragen näher — dann muß sich doch jedenfalls als eine sichere Folge ergeben, daß zwischen dem phänologischen Verhalten eines Ortes und seiner geographischen Lage engste kausale Beziehungen bestehen, da doch die Lage auf die Temperaturverhältnisse einer Gegend in allererster Linie bestimmend einwirkt.

Tatsächlich hat ja auch bereits der Begründer der Phänologie, H. Hoffmann, den derartigen innigen Konnex in einem durchgreifenden Unterschied der Entwickelungszeit der Pflanzen zwischen N und S, W und O, speziell SW gegenüber NO, sowie zwischen Niederung und hoher Lage deutlich erwiesen (Geogr. Mitt., 1881, Nr. 1 und 22. Ber. d. Oberhess. Ges. f. Nat.- und Heilkde. 1883, S. 117).

Und zwar sind die zeitlichen Verschiedenheiten des Eintrittes derselben Vegetationsphase an Orten mit — infolge ihrer geographischen Lage — relativ ungleichen Wärmeverhältnissen unter Umständen sogar sehr groß; z. B. verspäten sich in vieljährigem Mittel die Aprilblüten von Petersburg gegen Gießen um 43 Tage. Selbst in dem ganz ungewöhnlich warmen Frühling 1887 verzögerten sie sich noch immer um 21 Tage (27. Oberhess. Bericht, 1890, S. 11).

Es ist E. Ihne gelungen, den phänologischen Einfluß der geographischen Länge und Breite, sowie der Meereshöhe zahlenmäßig zu formulieren.

Im Falle einer ungleichen Höhenlage mehrerer Orte gilt die Relation, daß 100 m Höhenzuwachs eine Vegetationsverzögerung von 2,71 Tagen bedingen (31. Ber. d. Oberhess. Gesellsch., 1896, S. 147).

Es verspätet sich weiter mit der Zunahme der geographischen Breite um 1° der Eintritt des Frühlings um 4,2 Tage (Geogr. Ztschr. 1900, H. 7).

Das Aufblühen der Frühlingspflanzen verzögert sich dagegen mit der Zunahme der geographischen Länge um 1° (= 111 Klm)

um 0,95 Tag (Verhandl. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte 65. 1893, S. 181).

Sodaß also der Frühlingseinzug bei uns, in Richtung von SSW nach NNO, graphisch veranschaulicht werden kann durch 2 aufeinander senkrecht stehende Koordinaten mit Längen im Verhältnisse 4,2 : 0,95; vgl. E. Ihne, Karte des Frühlingseinzuges in Mitteleuropa. (Peterm. geogr. Mitt., 1905, H. 5.)

Karl Fritsch, der Direktor der Zentralanstalt für Meteorologie und Erdmagnetismus in Wien, kam allerdings bei seinen gleichartigen Untersuchungen zu etwas anderen Zahlen (Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Bd. 53, Wien 1866.)

Doch weiß Ihne die Unterschiedlichkeit in den Resultaten damit zu begründen, daß der österreichische Forscher für sämtliche an einem Orte beobachteten Arten zusammen das Mittel berechnete. So kann das Rechenergebnis nicht ganz dem von Ihne entsprechen: denn früh im Jahre aufblühende Pflanzen verhalten sich nicht genau so wie später zur Blüte gelangende, und Kräuter nicht so wie Holzpflanzen. Es müssen bei der Vergleichung „Gruppen“ von Pflanzen gebildet werden, deren Aufblühzeit je nahe zusammenliegt. (Verhandl. d. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. 65. 1893, S. 184.)

Die Verzögerung der Vegetationsphasen im Falle zunehmender Meereshöhe hängt damit zusammen, daß man sich von der erwärmten Erde mehr und mehr entfernt und dem leeren, ungehinderte Ausstrahlung gestattenden Weltenmeere nähert. Auch die Mischung der Atmosphäre durch auf- und absteigende Luftströme wirkt ja dahin, daß die unteren Luftschichten die wärmeren, die oberen die kälteren sind: denn es kommt eine aufsteigende Luftmasse wegen der vertikalen Abnahme des Luftdrucks mit zunehmender Höhe unter verminderten Druck, dehnt sich infolgedessen aus und kühlt sich wieder demzufolge ab. Aber umgekehrt wird die sinkende Luft durch den höheren Druck der unteren Schichten mehr und mehr zusammengedrückt und dadurch erwärmt. Auch noch manche anderen Gründe tragen ihr Teil bei.

Die Verspätung des Eintritts der phänologischen Erscheinungen mit wachsender Polnähe beruht ja besonders auf dem schrägen Einfalle der Strahlen, auf der Abnahme der Bestrahlungswärme im Verhältnisse des cos des Einfallswinkels. Eine bezgl. Betrachtung findet sich auch in einer Veröffentlichung von J. Schneider (Meteorolog. Ztsch. 1902, S. 237): Da die Sonne Haupturheberin des botanischen Frühlings sei, liege folgende Annahme nahe: Wie die Sonne in der ersten Hälfte des Jahres von ihrem südlichsten Standort allmählich dem Nordpol zustrebt, so muß auch der Frühling auf der Erde, wenigstens in den mittleren Gebieten der nördlich gemäßigten Zone, in ganz analoger Weise vorrücken. Nun steht die Sonne am 21. Dez. ungefähr $23^1/_2{}^0$ südlich und am 21. Juni ebensoviel nördlich vom Himmelsäquator. Sie nähert sich demnach im Verlaufe von 182 Tagen um 47^0 dem Nordpol des Himmels,

braucht mithin zur Durchwanderung eines Grades 3,9 Tage. Die Übereinstimmung dieses Ergebnisses mit dem Ihne'schen von 4,2 Tagen ist gewiß nicht ohne Interesse.

Endlich die Bevorzugung des W Europas hinsichtlich der Zeit des Frühlingseinzuges gegenüber dem O entspricht dem Übergange der typisch kontinentalen Wetterverhältnisse Innerrußlands in das echte Seeklima der westlichen Teile des Erdteiles, infolge der spezifischen geographischen Einzelheiten Europas.

Kann der lange Festlandswinter, bezw. der heiße kontinentale Sommer deutlicher zum Ausdrucke kommen als durch den späten Beginn der Vegetationsentwickelung und den alsdann beschleunigten Gang, den die südrussische Stadt Uman im Vergleiche zu Nürnberg zeigt? Nach Ihne (31. Ber. d. Oberhess. Gesellsch. f. Nat. u. Heilkde. 1896, S. 148) besitzt Uman im Erstfrühling eine Verspätung von 10 Tagen, im Vollfrühling nur noch eine um 4 Tage geringere. Und der Frühsommer tritt sogar schon um 2 Tage eher ein, und im Hochsommer ist der Vorsprung vollends um mehr als das doppelte größer. — Früher hatte schon Hoffmann dargetan, daß das Blattleben im Westen länger andauert als im Osten, daß z. B. die Laubverfärbung in Brest gegenüber Petersburg um 23 Tage sich verspätet. (27. Ber. d. Oberhess. Ges. f. Nat. u. Heilkde. 1890, S. 11.)

Es besteht also wirklich ein innigster, deutlichster kausaler Zusammenhang zwischen der Wärmezufuhr, der allgemeinen Wärmeverteilung, dem Verlauf der Isothermen einerseits und dem Eintritt der Laub- und Blütenentfaltung andrerseits:

Da wird es wohl auch noch gelingen, unter anderem eine Frage aufzuklären, die Ihne noch der Lösung überließ (Verhandl. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte. 65. 1893, S. 188.): Die Verspätung aller berücksichtigten Orte der Nordseeküste gegen östlicher gelegene Stationen gleicher Breite und Meereshöhe: Diese Verzögerung zeigt sich derart häufig und regelmäßig, daß eine Gesetzmäßigkeit darin ganz unverkennbar ist: sie gilt für Wöhrden gegenüber Eutin, Wilhelmshaven gegenüber Buxtehude, Utrecht gegenüber Varssevelt, Middelburg gegenüber Werden, Ostende gegenüber Antwerpen. Einige holländische Stationen scheinen besonders stark verspätet.

Und doch lag der phänologischen Beobachtung fast überall die genau gleiche Instruktion Hoffmann-Ihne zugrunde (22. Ber. d. Oberhess. Ges. f. Nat.- u. Heilkde. 1883, S. 411).

Allerdings dürfen die „östlicheren" Stationen nicht allzuweit entfernt liegen: Sonst tritt das allgemeine Gesetz der Verspätung des Eintritts des Frühlings mit der Zunahme der geograph. Länge wieder in Gültigkeit; Lemitten, 738 km östlich von Wöhrden, ist im Mittel bereits um 4 Tage gegen Wöhrden zurück, Neubrandenburg, 338 km östlich von Wilhelmshaven, dieser Stadt gegenüber um 0,6 Tage (Mittel aus 10 Species!).

II. Das Thema der Arbeit und seine Begründung.

Die folgenden Darstellungen beschränken sich nicht darauf, lediglich das eben erwähnte, ungelöste „Problem der Nordseeküste" aufzuklären: Sie sollen zugleich auch noch manche andere Sonderfragen lösen:
systematisch im Zusammenhange, allgemein und speziell, den phänologischen Einfluß des Meeres zeigen.

So umfangreich auch schon die bisherige phänologische Literatur ist, wurde doch das Meer bislang völlig vernachlässigt. Nur ganz vereinzelt stoßen wir einmal auf eine gelegentliche Notiz, welche nebenbei spezieller auf die Einwirkung des Wassers hinweist.

Als ich mich zunächst mit der Frage der „Nordseestationen" befaßte, wurde ich gar bald darüber hinaus zu weiterer „Meeresforschung" hingelenkt:

Die Ergebnisse dürften für die theoretische, vielleicht auch für die angewandte Biologie, für Klimatologie und Geographie von Interesse sein.

III. Allgemeine Bemerkungen, betreffend die Behandlung des Themas:

a) Quellennachweis für die benutzten phänologischen Daten.
b) Einheitlichkeit der Instruktion, bezw. gute Vergleichbarkeit der Daten.
c) Gesichtspunkte für die Auswahl der Einzelthemata sowie der Stationen.
d) Gesichtspunkte für die Auswahl der Pflanzen (der doppelte Vorteil der Berücksichtigung aller je in den zu vergleichenden Stationen zugleich beobachteten Arten.
e) Die Berücksichtigung „absoluter Daten" bezw. gleicher Zeiträume (der Wert und Vorteil dieses Verfahrens).
f) Art und Inhalt der Vergleichstabellen (die Berechnung von Durchschnittsdaten).
g) Die Einteilung des Jahres in botanische Jahreszeiten: ihre Definition und ihr Vorteil beim Vergleiche.
h) Die berücksichtigten Phasen und ihre Abkürzungen.
i) „Reifungsperiode", Zeit der „größten Aktivität" im pflanzlichen Leben, Dauer der „Winterruhe".
k) Die prinzipielle, nicht absolute Bedeutung der berechneten Termine, Durchschnittsdaten und „mittleren" Abweichungen.
l) Die Methode der Prüfung der Beziehungen zwischen geographischen, klimatischen und phänologischen Verhältnissen.

a. Die in meiner Arbeit verwendeten Daten der phänologischen Beobachtungen ersah ich aus den Zusammenstellungen, die für eine große Zahl biologischer Stationen seit langem regelmäßig alljährlich erst durch Hoffmann gemacht wurden, nach dessen Tode durch Ihne fortgesetzt sind (Ber. d Oberhess. Ges. f. Nat.- u. Heilkde. Bd. 8, 34; u. Abhandl. d. naturhist. Gesellsch. Nürnberg. Bd. 14—16, H. 1; u. Arb. d. Landw.-Kamm. f. d. Großherzogt. Hessen., Beil. z. Hess. Landw. Ztg. 1908 u. ff. Jahre.)

b. Es liegt ihnen fast ausnahmslos ein und dieselbe Instruktion zugrunde, nach welcher die jeweilig ersten Termine aufgezeichnet werden, die sich für bestimmte Phänomene normaler Pflanzen an normalen Standorten ergeben (22. Ber. d. Oberhess. Gesellsch. f. Nat.- u. Heilkde. 1883, S. 411). So lassen sich dieserhalb die Stationen mit vollem Grunde miteinander vergleichen.

Nur wenige englische Aufzeichnungen befolgten eine andere, von Mawley verfaßte Anweisung. Ihr Hauptunterschied ist der, daß bei Bäumen und Sträuchern stets je dieselben Individuen berücksichtigt werden müssen. Allerdings sollen ja dieselben ebenfalls normale Exemplare an normalen Standorten sein, aber erfahrungsgemäß ist das Verhalten desselben Pflanzenstockes nicht in allen Jahren das relativ gleiche. (Rep. of the phenolog. Observations, Roy. Meteorol. Soc. 1891.) So sind wohl die englischen Angaben nicht immer die der wirklich frühesten Entwicklungstermine. Aber gegenüber den Orten, mit denen die englischen Stationen verglichen werden, fällt dies Moment, im Hinblick auf die Art des Vergleichsresultates (s. später) nicht im geringsten störend auf, ja wirkt noch überzeugender; und überdies werden in praxi die Abweichungen wohl nie besonders hohe sein, denn die englische Instruktion trägt ja auch jenem schwankenden Verhalten der Individuen in verschiedenen Jahren in gewisser Weise Rechnung: „When from any cause any of the selected plants, trees, or shrubs cease to be available, other specimens of the same species similarly situated should be observed instead of them."

c. An sich wäre es ja das Natürliche gewesen, zunächst die Einzelthemata der Arbeit festzusetzen und nach den vorgefaßten Plänen gewisse Stationen zum entsprechenden Vergleiche auszuwählen. Indes war dieses Verfahren in kaum einem Falle in der wünschenswerten Weise möglich: Vor allem infolge der sehr geringen Zahl von an der See gelegenen Beobachtungsstationen. Und selbst diese wenigen zeigten sich noch oft für meine Zwecke unbrauchbar, wenn nämlich im Falle nur kurzer Beobachtungsfristen die Beobachtungsjahre der zu vergleichenden Orte nicht je ein und dieselben sind (s. unten!), oder wenn eine geeignete Vergleichsstation überhaupt nicht vorhanden war.

So war ich also von vornherein nicht allein an bestimmte „Beispiele" gebunden, sondern mußte überhaupt bis zu einem gewissen Grade auch meine gesamte Behandlung des Themas nach dem zu Gebote stehenden Beobachtungsmaterial einschränken.

Im allgemeinen habe ich sämtliche beobachteten Seeorte in Betracht gezogen, wenn sie nur den nötigen Bedingungen entsprechen, und wenn nicht offenkundig zugleich noch andere phänologisch wirksame Faktoren eine Rolle spielen. So ist jedenfalls ein Vorwurf einer einseitigen Auswahl gewisser Resultate im Hinblick auf die Auswahl der Stationen ganz undenkbar.

d. Ebensowenig aber auch im Hinblick auf die Auswahl der je zu vergleichenden Arten! Bei den allermeisten bisherigen phänologischen Vergleichen wurden ja gewisse Pflanzen auserlesen,

welche wieder nur je einer Jahreszeit, meist dem Frühling, angehören: Um diese Zeit herrscht ja meist auf größeren Gebieten ein weit gleichmäßigeres Klima als es vorher der Fall war; erheblichere Witterungsschwankungen und lokale Faktoren, welche Störungen in der Gleichmäßigkeit verursachen, machen sich dann, infolge des schon höheren Sonnenstandes, phänologisch weit weniger geltend, wie uns schon Hoffmann belehrte. Auch wurden von einzelnen Forschern bisweilen Einzelresultate außer Acht gelassen, wenn dieselben aus der großen Reihe in vereinzelter Ausnahmestellung herausfielen:

Ich habe dagegen je sämtliche Pflanzen einander gegenüber gestellt, welche jeweilig an den zu vergleichenden Orten zugleich beobachtet worden waren, um damit ein doppeltes zu erreichen:

Einmal also die Gewißheit für den Leser, daß das Gesamtergebnis auch nicht im geringsten durch willkürliche Auswahl der Spezies beeinflußt sein kann. Mag immerhin in einem Falle ein Individuum einmal ein ungewöhnliches Verhalten an den Tag gelegt haben, mag immerhin durch einen Beobachtungsfehler einmal ein etwas falsches anormales Datum der betreffenden Entwicklungsphase sich mit eingeschlichen haben, es müssen ja doch, wenn wirklich Gesetzmäßigkeiten der Entwicklung auch in unserm Falle bestehen, diese zuletzt trotz alledem noch zutage treten, den konstanten bewirkenden Ursachen zufolge. Denn alle zufälligen Nebenursachen der ontogenetischen Entwicklung, alle Ungenauigkeiten der Beobachtung heben sich bei Ermittelungen „in der großen Zahl", gegenseitig auf, weil sie in allerverschiedenstem, z. T. direkt entgegengesetzten Sinne erfolgen. Man verstehe hier unter „Ermittelungen in der großen Zahl" durchaus nicht etwa eine Reihe von Daten für dasselbe Phänomen durch seine Beobachtung während vieler Jahre, sondern auch schon die Mitberücksichtigung je möglichst vieler anderer, je ungefähr gleichzeitig blühender, prinzipiell sich je analog verhaltender Spezies in demselben Jahre.

Zum andern erhalten wir aber durch die Berücksichtigung je aller beiderorts beobachteten Pflanzen, weil sie in ihrer Gesamtheit sich doch über einen größeren Zeitraum, oft über die gesamte Vegetationsperiode verteilen, überhaupt erst den vollen Einblick in alle obwaltenden klimatischen und biologischen Verhältnisse: denn erst, wenn wenigstens ein Phänomen in einen jeden Monat vom ersten Frühling bis zum Spätherbst fällt, und möglichst sowohl Blühzeit als Belaubungsbeginn, erster Reifungstermin wie auch der Anfang des Abschlusses der assimilatorischen Tätigkeit aufgezeichnet sind, werden wir davon unterrichtet, daß etwaige Unterschiede während des ersten Frühjahres allmählich wieder ausgeglichen werden, zuletzt vielleicht gar in das Gegenteil umschlagen, bezw., daß zwei Orte die gesamte Zeit hindurch sich gleichsinnig, oder wie immer, verhalten.

e. Die ideale Forderung zu erfüllen, bei unseren Vergleichen genaueste, „absolute" Zeitwerte einander gegenüberzustellen, war

meiner Ansicht nach nur bei einzelnen wenigen Stationen möglich, wo nämlich die Zahl der Beobachtungsjahre eine recht große ist.

Aber es ist sonst wenigstens, bis auf eine wohlbegründete Ausnahme, dem Verlangen Genüge geleistet worden, bei der Vergleichung nur Beobachtungen aus je denselben gleichen Zeiträumen zu verwenden: Und daß dies Verfahren gut ist, das beweist die Eindeutigkeit der Ergebnisse. Hat es ja auch den Vorteil, daß selbst Orte mit nur kürzerer Beobachtungsfrist in Vergleich gebracht werden können.

f. Die Tabellen geben uns ja Aufschluß nicht nur über jeden einzelnen Zeitbefund jedes einzelnen Phänomenes, sondern zugleich auch über die Unterschiede jedes einzelnen gegenüber dem entsprechenden der Vergleichsstation Weiterhin zeigen sie uns auch die „Durchschnittstermine“ für jedes Phänomen, die sich auf Grund der Einzeldaten berechnen lassen, sowie auch deren „mittlere Abweichungen“ (in Tagen) gegenüber der anderen Stadt: Die —Vorzeichen bei den zeitlichen Differenzen bedeuten den Vorsprung in der Entwicklung, das + Zeichen bringt dagegen die relative Verspätung der Phase für den Ort zum Ausdruck.

g. Die Einteilung des Jahres in „Vegetationsjahreszeiten“ durch Ihne (Naturw. Wochenschr., 1895) habe ich im folgenden auch übernommen, wegen des großen Vorzuges bedeutenderer Übersichtlichkeit der Gesamtresultate: denn wenn wir die oft zahlreichen Einzelphänomene zu mehreren größeren Gruppen von je biologisch und zeitlich zusammengehörigen Pflanzen zusammenfassen, und die Vorzeichen berücksichtigen und für jede dieser botanischen Zeitperioden das „Mitteldatum“ berechnen, vermögen wir mit wenigen Zahlen den Gesamtverlauf der Entwicklung eines Ortes zu charakterisieren, bezw. gegenüber dem an beliebigen anderen Orten schnell abzuschätzen.

Mit „Vorfrühling“ bezeichnet Ihne die Zeit der Blüte der Holzpflanzen, deren Blüte vor den Blättern sich entfaltet, und bei denen zwischen dem Aufblühen und der Belaubung eine Pause liegt. Auch die Kräuter gehören natürlich zu dieser Periode, welche gleichzeitig blühen; so entsprechend auch bei den anderen folgenden Jahreszeiten.

Im „Erstfrühling“ kommen solche Holzpflanzen zur Blüte, bei denen zwischen Aufblühen und Belaubung keine Frist liegt.

Der „Vollfrühling“ setzt ein mit dem Augenblick, wo Holzpflanzen blühen, deren Blüte deutlich nach der Belaubung sich entwickelt. Der Laubwald ergrünt vollständig.

Der „Frühsommer“ fängt an mit der Getreideblüte und endet vor der Reife des frühen Beerenobstes.

Im „Hochsommer“ reifen die Früchte des Beerenobstes und des Getreides, letzteres wird geerntet.

Der „Frühherbst“ bringt die Früchte zur Reife, die bislang noch nicht reif waren.

Der „Herbst“ ist die Zeit des Abschlusses der assimilatorischen Tätigkeit; diese ist beendet mit dem Eintritte der allgemeinen Laubverfärbung.

h. Die einzelnen Entwicklungsstadien sind in den Tabellen in der üblichen abgekürzten Weise gekennzeichnet. Es bedeuten in der Spalte „Vegetationsphänomene“:

BO = erste normale Blattoberflächen, sichtbar an mehreren Standorten.

W = „Waldgrün“, über die Hälfte sämtlicher Blätter der Station offen.

LV = Laubverfärbung von mehr als der Hälfte aller Blätter der Station.

b = erste normale Blüte offen an mehreren normalen Orten.

f = erste normale Früchte reif an mehreren Orten.

E = Beginn der Ernte an mehreren Orten.

Die meisten Beobachtungen beziehen sich auf „b“, weil diese Phase von allen natürlich am schärfsten und sichersten zu beobachten ist.

i. Die Zeit zwischen „b“ und „f“ ist die Frist, deren die Pflanze benötigt, um die Blüte zur Frucht ausreifen zu lassen.

Die Periode zwischen „BO“ und „LV“ kann als gewisses Maß für die Zeit der höchsten Aktivität im Pflanzenleben schlechhin betrachtet werden.

Dann darf die Zeit, berechnet aus der Differenz von 365, d. h. der Zahl der Tage im Jahre, und der letztgenannten Frist, als Zeit der scheinbaren äußeren „Winterruhe“ der Pflanzen gelten.

k. Bei der Bewertung aller ermittelten Zeitunterschiede halte man sich gegenwärtig, daß es im letzten Grunde doch nur auf die prinzipiellen Ergebnisse ankommt, daß die Zahlen uns doch mehr sagen sollen, ob die entsprechenden Jahreszeiten ungefähr gleichzeitig oder viel später oder früher beginnen, ob die Unterschiedlichkeiten sich verringern oder wachsen. Es wird von ihnen nicht eine absolute Genauigkeit beansprucht.

l. Die exakte wissenschaftliche Behandlung des Themas schien es mir erforderlich zu machen, jeder Prüfung der jeweiligen phänologischen Verhältnisse die geographisch begründete Darstellung der jeweiligen klimatischen Verhältnisse vorangehen zu lassen. Nur dann treten ja die ev. Beziehungen zwischen geographischen, klimatischen und biologischen Befunden klar hervor.

IV.

Die Vergleiche:

A. Bremen-Giessen-Frankfurt.

B. Färör-Grebenhain-Annarode-Ulfshuus.

Bei fast allen bisherigen Vergleichen, bei denen es sich um die unterschiedliche Wirkung von Land- und Seeklima handelt,

sind je Orte einander gegenüber gestellt, die in den einzelnen, phänologisch wirksamen Faktoren miteinander völlige Übereinstimmung haben bis eben auf die in Frage kommenden einmal eines ozeanischen, im anderen Falle eines kontinentalen Klimas:

So können natürlich diese Vergleiche absolut die große biologische Bedeutung der See erweisen, zeigen, wie sehr sich das phänologische Verhalten der Pflanzen lediglich unter der Einwirkung ozeanischer Wetterverhältnisse anfangs beschleunigt, später verzögert.

Auch hier werde der grobe Unterschied zwischen der Wirkung von See und Land zum Gegenstande des Studiums gemacht, aber dabei die Stärke des Einflusses der andern Wärmekapazität des Wassers durch einige Beispiele bewertet im Verhältnisse zur Wirksamkeit eines anderen phänologischen Faktoren, der geographischen Breite: Da sei hier nochmals daran erinnert, daß deren Zunahme um 1° (in Mitteleuropa!) eine Vegetationsverspätung von 4,2 Tagen bedingt.

Um welche Entfernungen dürfen Orte des Binnenlandes südwärts von Küstenorten entlegen sein, ohne unter dem Einflusse ihrer südlicheren Lage die frühen Termine der ersten Jahresphänomene der Küstenorte zu übertreffen?[1])

A. Der Vergleich: Bremen-Giessen-Frankfurt.

Die hier miteinander in Vergleich gebrachten Orte haben dieselbe geographische Länge (8¾° ö. Gr.). Absolut betrachtet, stehen sie also, bei den geographischen Verhältnissen Westeuropas, alle unter einem Einflusse des atlantischen Ozeans, d. h. auch in den südlichen „Binnenlandstädten" müssen schon unter dem Gesichtspunkte die Vorboten des Frühlings ebenfalls „frühzeitig" erscheinen.

Allerdings ist Bremen durch seine Meereshöhe von nur 0 m etwas begünstigt, wenn man des verzögernden Einflusses größerer Meereshöhe eingedenk ist (p. 79), denn Gießen liegt 160 m hoch, Frankfurt 100 m.

Aber dieser „Vorteil" Bremens wird durch größere andere relative Vorteile der Vergleichsstädte reichlich ausgeglichen:

[1]) Die Daten der Phänomene der warmen Jahreszeit eignen sich hier nicht zum Vergleiche: Denn es ist nicht möglich zu entscheiden, bis zu welchem Grade der Vorsprung südlicher Pflanzen zur warmen Zeit speziell auf Rechnung aller jener allgemeinen Ursachen der Verspätung der Phasen mit zunehmender Polhöhe zu setzen ist, oder mit dem Einfluß der anderen Wärmekapazität von Wasser und Erde zusammenhängt. Bei Berücksichtigung von Arten des „späteren" Frühlings müssen Orte je derselben geographischen Breite ausgesucht werden.

Erstens schon dadurch, daß Bremen nicht direkt an der See, sondern nur „seenah" gelegen ist; in einem späteren Teile der Arbeit wird nämlich gezeigt, wie direkte Seelage die ersten Phasen des Jahres noch mehr verfrüht als nur „Seenähe". Und die Resultate einer langjährigen Beobachtung seitens der Bremer Meteorologischen Station bestätigen es auch, daß allerdings das Bremer Klima „vorwiegend ozeanisch" ist, daß aber auch mitunter sogar recht starke kontinentale Einflüsse nicht fehlen. (Vgl. das „Deutsche Meteor. Jahrb." Bremen, f. d. J. 1917).

Dann gehört auch speziell Frankfurt zu der, infolge lokaler Verhältnisse, trotz ihrer etwas größeren Meereshöhe klimatisch absolut meistbegünstigten Landschaft Deutschlands; und ist so, zufolge der Ihne'schen phänologischen Karte Mitteleuropas, dementsprechend auch sein „Frühlingsdatum", d. h. das Mittel der Daten der einzelnen Phänomene des „Erstfrühlings" und „Vollfrühlings", von Mitteleuropa das absolut früheste (22.—28. IV.), früher sogar noch als das von westlicher gelegenen, d. h. dem Ozeane näheren Gegenden gleicher Breite. Und Gießen hat bei seinem „Frühlingsbeginne", zwischen dem 29. IV. und 5. V., zu der Zeit einen Vorsprung von 6 Tagen vor Bremen!

So muß also, diesen Darlegungen zufolge, ein eventuelles früheres Erwachen der Vegetation in Bremen wirklich lediglich mit der viel unmittelbareren Einwirkung der See in Zusammenhang stehen:

Die Entfernung Bremens von der See im Norden beträgt nur 60 km; die Entfernung Gießens und Frankfurts wieder von Bremen sind 275 km, bezw. 330 km.

Noch besser trägt den natürlichen Wetterverhältnissen, dem Vorherrschen westlicher Winde in Westeuropa, die Berücksichtigung der jeweiligen westlichen Entfernung der See Rechnung. Es steigt dieselbe von nur 225 km für Bremen auf 500 km für Gießen und Frankfurt.

Bei diesem Vergleiche sind „absolute" Daten des Eintrittes der einzelnen Phasen einander gegenübergestellt, je „Durchschnittswerte" der phänologischen Feststellungen während vieler Jahre: Die Bremer Beobachtungen gehören meist den Jahren 1882—1908 an, nur einige lediglich den Jahren 1896—1907, die Gießener stammen aus den Jahren 1872—1892, die Frankfurter sind 30-jährige Mittel der Jahre 1867—1895, von Ziegler seiner Schrift „Das Klima Frankfurts" 1896 zugrundegelegt.

Ein Vergleich gleicher Zeiträume schien mir hier nicht vorteilhafter, da ja dann wieder nur eine geringere Zahl Jahre hätte verglichen werden können.

Es liegen den Berechnungen die bezüglichen Daten für nur je dieselben Phänomene zugrunde.

Phänomene.	Absolute „Daten" ihres Eintritts in: Bremen	Gießen	Frankfurt	Mittlere Daten der botanischen Jahreszeiten in: Bremen	Gießen	Frankfurt	Für Bremeen berechneter Unterschied zwischen Bremen—Gießen		Unterschied zwischen Bremen—Frankfurt	
Corylus b	12. 2.	13. 2.	2. 2.				— 1		+ 10	
Galanthus b	19. 2.	21. 2.	26. 2.	**Vorfrühling**			— 2	$-6\frac{1}{2}$ Tage	— 7	— 3 Tage
Cornus mas b	22. 2.	20. 3.	13. 3.	27./28. II.	6. III.	2./3. III.	— 26		— 19	
Anemone nem. b	29. 3.	26. 3.	25. 3.				+ 3		+ 4	
Acer plat. b	30. 3.	14. 4.	7. 4.				— 15		— 8	
Ribes rubr. b	14. 4.	15. 4.	7. 4.				— 1		+ 7	
Aesculus H. BO.	17. 4.	11. 4.	5. 4.				+ 6		+ 12	
Prunus av. b	25. 4.	19. 4.	11. 4.				+ 6		+ 14	
Prunus spinosa b	25. 4.	20. 4.	12. 4.	**Erstfrühling**			+ 5	$+3\frac{1}{5}$ Tage	+ 13	$+10\frac{2}{5}$ Tage
Prunus cerasus b	26. 4.	23. 4.	18. 4.	23./24. IV.	20./21. IV.	13. IV.	+ 3		+ 8	
Pirus comm. b	28. 4.	24. 4.	15. 4.				+ 4		+ 13	
Fagus silv. BO.	2. 5.	24. 4.	15. 4.				+ 8		+ 17	
Pirus mal. b	4. 5.	29. 4.	23. 4.				+ 5		+ 11	
Prunus Pad. b	5. 5.	24. 4.	18. 4.				+ 11		+ 17	
Aesculus H. b	9. 5.	7. 5.	27. 4.				+ 2		+ 12	
Syringa v b	11. 5.	4. 5.	27. 4.				+ 7		+ 14	
Fagus silv. w	14. 5.	4. 5.	4. 5.				+ 10		+ 10	
Sorbus auc. b	15. 5.	16. 5.	3. 5.	**Vollfrühling**			— 1	$+4\frac{1}{2}$ Tage	+ 12	+ 12 Tage
Crataeg. b	17. 5.	10. 5.	6. 5.	16./17. V.	12. V.	4./5. V.	+ 7		+ 11	
Cytisus Lab. b	18. 5.	15. 5.	7. 5.				+ 3		+ 11	
Cydonia vulg. b	20. 5.	17. 5.	7. 5.				+ 3		+ 13	
Evonymus b	28. 5.	23. 5.	16. 5.				+ 5		+ 12	
Sambucus n b	2. 6.	28. 5.	21. 5.	**Frühsommer**			+ 5	+ 5 Tage	+ 12	+ 14 Tage
Ligustrum v b	24. 6.	19. 6.	8. 6.	13. VI.	8. VI.	30. V.	+ 5		+ 16	
Tilia gr. b	27. 6.	21. 6.	12. 6.				+ 6		+ 15	
Ribes rubr. f	29. 6.	20. 6.	16. 6.				+ 9		+ 13	
Lilium cand. b	3. 7.	30. 6.	23. 6.				+ 3	$+7\frac{2}{5}$ Tage	+ 10	$+15\frac{1}{5}$ Tage
Sorbus auc. f.	3. 8.	1. 8.	22. 7.	**Hochsommer**			+ 2		+ 12	
Samb. n. f.	29. 8.	12. 8.	3. 8.	18./19. VII.	11. VII.	3./4. VII.	+ 17		+ 26	

In Worten bedeuten nun diese Resultate:

1.) Gießen wie Frankfurt haben vor Bremen, vom „Erstfrühlinge" einschließlich ab, einen zeitlichen Vorsprung in der Pflanzenentwickelung voraus:

Gießen zufolge seiner südlicheren Lage; Frankfurt aus demselben Grunde und vor allem auch noch wegen seiner klimatischen Sonder-Vorzüge, die es infolge günstiger lokaler Verhältnisse hat.

2.) Diese Sonder-Vorzüge Frankfurts zeigen sich phänologisch derart günstig wirksam, daß der Unterschied in der Eintrittszeit je derselben botanischen Jahreszeit zwischen Gießen und Frankfurt

(vom Erstfrühlinge einschließlich ab) größer ist und bleibt als zwischen Gießen und Bremen: Obschon die Entfernung Gießen—Frankfurt nur 55 km, aber die Entfernung Gießen—Bremen 275 km beträgt.

3.) Aber trotz dieses gemeinsamen Vorteiles südlicherer Lage, den Gießen und Frankfurt haben, und trotz der besonderen lokalen klimatischen Begünstigung Frankfurts, zeigt sich in Bremen doch die unmittelbarere Einwirkung der See im Winter von so übermächtig milderndem Einflusse, daß hier die ersten sichtbaren biologischen Vorgänge des Jahres absolut früher statthaben als in den zwei anderen Orten, als sogar in Frankfurt:

Obschon Bremen als nur „seenaher" Ort mit nicht „direkter Seelage" keineswegs die relativ denkbar günstigsten Vegetationsbedingungen im Winter hat, und der klimatische Unterschied zwischen den drei Vergleichsstädten, wegen der geographischen Verhältnisse Westeuropas, nur ein gradueller, nicht ein prinzipieller ist.

4.) Der Vorfrühling verfrüht sich in Bremen gegenüber Gießen um 1 Woche, und gegen Frankfurt noch immer um 3 Tage.

5.) Der Erstfrühling verspätet sich in Bremen gegen Frankfurt schon um $1^1/_2$ Wochen, aber nur um 3 Tage gegen Gießen.

6.) Vollfrühling, Frühsommer, Hochsommer treten in Bremen mit ständig wachsender, relativer Verzögerung ein: $4^1/_2$ Tage, bezw. 5 und $7^1/_2$ Tage später als in Gießen, und 12, bezw. 14 und 15 Tage später als in Frankfurt. Aber es entspricht nur die Verfrühung Frankfurts [um etwa 13 Tage] der Spanne Zeit, welche lediglich auf Grund der südlicheren Lage um 3° sich theoretisch erwarten läßt. Besonders der nur geringe Grad der Verspätung Bremens gegen das $2^1/_2$° südlichere Gießen läßt noch deutlich die günstige Nachwirkung der vorherigen thermischen Begünstigung Bremens erkennen.

7.) Selbst eine bedeutend südlichere Lage, noch dazu in Verbindung mit besonders günstigen lokalen Wärmeverhältnissen, vermag also den phänologischen Vorteil nicht zu bieten, den eine nördlichere Stadt unter der direkteren Einwirkung der See zur Winterszeit genießt.

Es bedarf eigentlich keines besonderen Hinweises, daß die Verspätung von selbst sehr viel südlicher gelegenen Orten im Vorfrühling ungeheuer groß ist dann, wenn diese Orte von einem echten Festlandsklima beherrscht sind, wie z. B. entsprechende Städte des südlichen Innerrußlands.

B. Die Vergleiche: Färör mit Grebenhain, bezw. Annarode, bezw. Ulfshuus.

In einem späteren Kapitel wird eingehender des nördlichen Ausläufers der warmen Strömungen an der Ostküste des atlantischen Ozeans gedacht.

Verständlich wird die hohe klimatische Bedeutsamkeit jenes Ausläufers schon durch eine Betrachtung seiner Wärmequellen:

Dieselben sind keineswegs schlechthin allein die im Mexikanischen Golfe angehäuften tropisch warmen Gewässer, wie man irrtümlicherweise lange Zeit hindurch angenommen hatte. Bedenkt man nämlich zunächst die bedeutende Abnahme ihrer Temperatur im Winter schon auf dem verhältnismäßig kurzen Wege von Florida bis nach Neuschottland (25 ° C in der Floridastraße, in 35° n. Br. 22.25° C, in 40° n. Br. nur 19.45° C, und gar nur noch 16.65 ° C in 42° n. B.), und vergleicht mit dieser kurzen Strecke den langen Weg, den der Golfstrom bis zum Ostufer des Ozeans zurückzulegen hat; erwägt man weiterhin, daß mit der wachsenden Verbreiterung und abnehmenden Tiefe der Strömung der abkühlende Einfluß der Luft immer mehr und mehr sich vergrößert: dann könnte der Wärmeüberschuß des Meeres über die Luft im Winter an den europäischen Küsten — der im Mittel 3.4° C an der Küste Schottlands, sogar 8.1° C am Nordkape beträgt — kein wesentlicher sein:

Es ist schon von Lenz die Theorie eines allgemeinen vertikalen Kreislaufes im Meere aufgestellt worden, die aber erst durch Carpenter und Thomson zur Annahme gebracht wurde.

Zahlreiche sorgfältige Ermittelungen der Meerestemperatur in verschiedenen Tiefen bestätigten tatsächlich ein allgemeines Abfließen der warmen Oberflächenwasser der heißen Zone nach den Polen zu, wogegen von da her in der Tiefe das kalte Wasser langsam, aber stetig, zum Äquator hinströmt, um hier aufzusteigen: Letzteres zeigt sich darin, daß die kalten Schichten unter + 5° C unter dem Äquator dichter an der Oberfläche des Wassers liegen als irgendwo im Atlantischen Ozean bis zum 60° n. Br.

Speziell diesen warmen, nordwärts abfließenden Wassermassen, die durch ihren Überschuß an Rotationsgeschwindigkeit, nördlich vom Wendekreise zugleich auch noch durch die hier vorherrschenden West- und Südwestwinde allmählich ostwärts abgedrängt werden und als „Golfstromtrift" bekannt sind, verdankt nicht nur die gesamte europäische Westküste die Temperaturerhöhung.

Ihnen verdankt auch die uns jetzt interessierende Inselgruppe der Färör ihr sehr gemäßigtes Klima, trotz hoher steiler Lage bis zu 880 m, und trotz der nahen Nachbarschaft des nördlichen Polarkreises bei einer geographischen Breite von 62°.

Schafe und Pferde gehen so hier auch in der „kalten" Zeit unbeschadet ständig im Freien; denn selbst in dem nordöstlich auf einer Insel gelegenen Thorshavn beträgt die mittlere Wintertemperatur noch immer + 3,1° C, die Sommerwärme + 11° C. Die Fjorde gefrieren hier niemals zu.

Wie verhalten sich die Zeiten der ersten Phasen im Jahre auf diesen so hoch nördlichen Färör gegenüber den entsprechenden Daten von viel südlicheren, im Festlande gelegenen Orten mit kontinentalen Einflüssen, aber dem an sich sehr großen Vorteile weit geringerer geographischer Breite?

Die für die Färör vorliegenden phänologischen Angaben betreffen die Ortschaften Trangisväg, auf der südlichen Insel Syderö im NO gelegeu, während der Jahre 1897—1899, bezw. das erwähnte Thorshavn auf dem uördlicheren Stromö, während der Jahre 1897—1902.

Die sonst in dieser Arbeit übliche uneingeschränkte Verwendung aller [hier nur in geringem Umfange] vorliegenden phänologischen Notizen würde hier aber die günstigen thermischen Verhältnisse des ozeanischen Winters nicht voll und ganz zum Ausdrucke bringeu:

Es ist nämlich hier iu einem ganz spezifischen, seltenen Grade die Vegetationsentwicklung andererseits auch wieder nachteilig beeinflußt infolge des ungewöhnlich hohen Feuchtigkeitsgehaltes der Luft, dank dessen Nebeltage 3 mal häufiger sind als helle Tage, wie auch durch die furchtbaren Stürme, welche ungemein häufig über das Eiland hinwegbrausen: Letzterem Umstande zufolge fehlt ja auch der „Baumwuchs" auf den Inseln fast völlig, befindet sich beispielsweise auf der gesamten Insel Syderö nur ein einziges Exemplar *Fagus silvatica* (vergl. 33. Ber. d. Oberhess. Gesellsch. f. Nat.- u. Heilk. p. 27.)

So sind im folgenden zwar auch je nur gleiche Jahre und gleiche Arteu miteinander verglichen, aber es sind von den Färör ausnahmsweise einige Spezies gänzlich unberücksichtigt geblieben, deren Termin sich nämlich gegenüber der frühen Entwicklungszeit anderer, eigentlich gleichzeitig in Blüte zuerwartender Arten dermassen verspätet, daß offenbar da mit einer schädlichen Einwirkung eben jener vorhin berührten ungünstigen Feuchtigkeitsverhältnisse bezw. jener heftigsten Luftstöße gerechnet werden kann: Vielleicht infolge besonderer spezifischer Empfindlichkeit der betr. Spezies, oder wegen einer ungünstigen Exposition des beobachteten, nur vereinzelt vorkommenden Individuums der Art.

Es findet diese Vermutung jedenfalls eine Stütze weiterhin auch darin, daß im allgemeinen zwar Thorshavn gegen das südlichere Trangisvaag sich phänologisch etwas verzögert, daß aber doch auch einzelne Fälle seiner relativen Verfrühung nicht fehlen!

Demzufolge sind auch schlechthin je die früheren Daten ausgesucht, ungeachtet dessen, ob sie sich auf Sydero oder Stromö beziehen.

Keiuesfalls bevorzugt aber diese Auswahl etwa typisch „arktische" Pflauzen, die an den Abhäugen der Berge häufig sind, und schon zufolge der spezifischen Anpassung ihres Plasmas an die „nördlichen" klimatischen Verhältnisse auf den Färör natürlich besonders früh erwachen: Lediglich solche Arten werden einander gegenübergestellt, welche in unseren Gegenden ein durchaus „normales", unter Umständen sehr frühes Wachstum zeigen!

Die Vergleichsorte des Festlandes, lediglich Städte des westlichen, mittleren bezw. nördlichen Deutschlands, wurden sämtlich unter dem Gesichtspuukte gewählt, daß

Vegetations-phänomene	Datum im Beobachtungsjahre: Für die Färör-Inseln 1897	1898	1899	Datum im Beobachtungsjahre: für Grebenhain 1897	1898	1899	Berechnetes mittleres Datum (für Färör — für Grebenh.)	Einzel- und mittlere Differenzen zwischen Färör und Grebenhain 1897	1898	1899	mittlere	Mittlere Differenz der bot. Jahreszeiten (berechnet für die Färör)	Mittlere Daten der bot. Jahreszeiten (für Färör — f. Grebenh.)
Anemone nem. b	—	—	6. 3.	—	—	16. 3.	6. 3.—16. 3.	—	—	— 10	— 10	— 7 Tage	Vorfrühling 8. 4.—15. 4.
Ranunc. b	—	—	10. 5.	—	—	9. 5.	10. 5.—9. 5.	—	—	+ 1	+ 1		
Narciss. Pseud. b	8. 4.	—	—	20. 4.	—	—	8. 4.—20. 4.	— 12	—	—	— 12		
Ribes rubrum b	21. 4.	3. 5.	8. 4.	29. 4.	3. 5.	15. 5.	21. 4.—6. 5.	— 8	+ 0	— 37	— 15	— 1$^1/_3$ Tage	Erstfrühling 3. 5.—4./5. 5.
Acer pseud. BO	22. 4.	—	—	30. 4.	—	—	22. 4.—30. 4.	— 8	—	—	— 8		
Ribes gross. b	8. 5.	8. 5.	9. 4.	28. 4.	1. 5.	13. 5.	28./29. 4.—4. 5.	+ 10	+ 7	— 34	— 5$^2/_3$		
Fagus silv. BO	19. 5.	18. 5.	8. 5.	29. 4.	30. 4.	12. 5.	15. 5.—3./4. 5.	+ 20	+ 18	— 4	+ 11$^1/_3$		
Acer plat. BO	—	—	28. 5.	—	—	14. 5.	28. 5.—14. 5.	—	—	+ 14	+ 14		
Caltha pal. b	—	20. 4.	30. 4.	—	30. 4.	1. 5.	25. 4.—30. 4./1. 5.	—	— 10	— 1	— 5$^1/_2$		
Fagus silv. W	27. 5.	—	17. 5.	1. 5.	—	14. 5.	22. 5.—7./8. 5.	+ 26	—	+ 3	+ 14$^1/_2$	+ 12$^1/_6$ Tage	Vollfrühling 27. 5.—14.15. 5
Acer pseud. b	30. 6.	—	—	5. 5.	—	—	30. 6.—5. 5.	+ 56	—	—	+ 56		
Crataeg. ox. b	—	—	28. 4.	—	—	1. 6.	28. 4.—1. 6.	—	—	— 34	— 34		

die Färör im Anfange zeitlich vor ihnen voraus sind: Es sei aber ausdrücklich betont, und es wird dies auch aus den „Bedingungen" der Vergleichsorte noch deutlicher hervorgehen, daß im allgemeinen, namentlich im Falle einer Zugrundelegung aller phänologischen Angaben, südlichere Festlandsorte auch schon einen früheren „Vorfrühling" haben als unsere Inseln.

a. Der Vergleich: Färör-Grebenhain.

Grebenhain in Oberhessen besitzt vor den Färör klimatisch den großen Vorteil einer um etwa 12° südlicheren Lage, der allerdings wieder etwas gemäßigt wird durch eine Meereshöhe von 450 m (p. 79). Gerade besonders zur Blühzeit der ersten Jahresphänomene wird die verzögernde Wirkung der Bergeslage sich bemerkbar machen. Es darf aber nicht übersehen werden, daß ja auch die Färör in ihrer Gesamtheit hochgelegenes Eiland sind.

Gleichzeitig wurden an beiden Vergleichsstätten phänologische Beobachtungen gemacht in den Jahren 1897—1899. Meine willkürliche Wahl nur gewisser unter den überhaupt untersuchten Arten, unter dem geschilderten Gesichtspunkte, zeigt die Übersicht auf S. 93.

Resultate:

1.) Im Vollfrühlinge, wenn die leicht zu erwärmende Erde bereits höhere Temperaturgrade erlangt hat, erscheinen die Phänomene in Grebenhain begreiflicherweise eher, als in etwa gleichhohen Orten auf den um 12 Breitengraden nördlicheren Färör, welche zu der Zeit von relativ kühleren Wassermassen umspült sind. Aber die Verfrühung Grebenhains beträgt noch nicht einmal 2 volle Wochen, während doch auf Grund des Unterschieds in der geographischen Breite eine Verfrühung um mindestens 7 Wochen zu erwarten wäre.

2.) Vorher haben sich auf den Färör unter dem Einflusse des vertikalen Kreislaufs der Wassermassen des Atlantischen Ozeans, trotz der Nähe des Polarkreises, viele Phasen derart verfrüht, daß bei ihrer hauptsächlichen Berücksichtigung auf den Färör der Vorfrühling sogar um 1 Woche, der Erstfrühling noch immer um $1^1/_2$ Tag eher Einzug hält als in Grebenhain.

b. Der Vergleich: Färör-Annarode.

Annarode, im Bezirke Merseburg, liegt um 1° nördlicher und um fast 3° östlicher als Grebenhain. Zufolge früherer Darlegungen (p. 79 u. p. 80) ist es dadurch gegen Grebenhain in doppelter Weise klimatisch benachteiligt. Speziell der aus der östlicheren Lage sich zur Winterszeit ergebende Nachteil wird allerdings durch einen um einen etwa 100 m geringeren Betrag der Meereshöhe (—370 m) zahlenmäßig ausgeglichen.

Es kommt nur ein Vergleichsjahr, 1899, in Betracht.

Vegetations-phänomene	Datum im Beobachtungs-jahre 1899:		Differenzen in Tagen	Mittlere Differenzen	Mittlere Daten	
				der bot. Jahreszeiten		
	für Farör	für Annarode	für Färör berechnet		für Färör	für Annarode
Ribes rubrum b	8. 4.	25. 4.	— 17	— 11¹/₅	„Eigentlicher" Frühling 28. 4.—9. 5. (E.V.+V.Fr.)	
Ribes grossul. b	9. 4.	25. 4.	— 16			
Fagus silv. BO	19. 5.	10. 5.	+ 9			
Crataeg. ox. b	28. 4.	29. 5.	— 31			
Fagus silv. W	17. 5.	18. 5.	— 1			

Resultate:

Aus den in den Resultaten von a.) unter 2.) (p. 94) genannnten Gründen, und zufolge der thermischen Nachteile, welche Annarode gegenüber Grebenhain aufzuweisen hat, verzögert sich, bei einer gewissen Auswahl mancher der überhaupt beobachteten Phänomene in Annarode auch noch der „eigentliche" Frühling, d. h. Erst- und Vollfrühling zusammen, gegenüber den Färör und zwar um 11 Tage!

c. Der Vergleich: Färör-Ulfshuus.

Ulfshuus bei Hadersleben in Schleswig ist allerdings auch an einem Meere, an der Ostsee, gelegen, aber seine Witterung wird durch sie, infolge des Vorherrschens westlicher Winde, fast ebenso wenig beeinflußt wie die von New-York durch die Nähe des Atlantischen Ozeans (p. 107) oder die von Amsterdam durch die Nachbarschaft der Südersee (p. 97). Das Klima ist durch rauhere Winter und heiße Sommer gekennzeichnet. Die geographische Breite ist um 4° höher noch als die von Annarode (s. oben, b!), aber die Meereshöhe beträgt nur 30 m, ist also weit geringer auch als die der Färör selbst. Die Einwirkung der Winde vom Atlantischen Ozean ist in Ulfshuus andrerseits natürlich eine unmittelbarere als bei Grebenhain und Annarode.

Vergleichsjahre sind 1897—1899:

Vegetations-phänomene	Datum im Beobachtungsjahre						Berechnetes mittleres Datum	
	1897	1898	1899	1897	1888	1899		
	für die Färör			für Ulfshuus			für Färör	für Ulfshuus
Anemone nem. b	—	—	6. 3.	—	—	4. 4.	6. 3. —	4. 4.
Ribes rubr. b	21. 4.	—	8. 4.	10. 5.	—	13. 5.	14. 4. —	11. 5.
„ *gross.* b	8. 5.	8. 5.	9. 4.	29. 4.	11. 5.	7. 5.	28. 4. —	5. 5.
Fagus silv. BO	19. 5.	18. 5.	8. 5.	6. 5.	2. 5.	11. 5.	15. 5. —	6. 5.
Sorbus auc. b	25. 5.	—	—	3. 6.	—	—	25. 5. —	3. 6.

Vegetationsphänomene	Einzel- und mittlere Differenzen zwischen Färör und Ulfshuus				Mittlere Differenzen der botan. Jahreszeiten	Mittlere Daten der botan. Jahreszeiten
Anemone nem. b	—	—	— 29	— 29	— 29 Tage	6. 3.—4. 4. Vorfrühling
Ribes rubr. b	— 19	—	— 35	— 27	— $8^2/_3$ Tage	„Eigentlicher" Frühling
„ *gross.* b	+ 9	— 3	— 28	— $7^1/_3$		
Fagus silv. BO	+ 13	+ 16	— 3	— $8^2/_3$		5./6. 5.—14. 5.
Sorbus auc. b	— 9	—	—	— 9		(E. F. + V. F.)
		für Färör berechnet				für Färör / für Ulfshuus

Resultate:

Bei einer Nichtberücksichtigung der Termine einzelner [vermutlich infolge der ungewöhnlich starken Nebelbildung und infolge heftigster Stürme verspäteter] Vegetationsphänomene zieht auf den Färör der Vorfrühling um 29 Tage, der eigentliche Frühling um 9 Tage eher ein als in der um $6^1/_2°$ südlicheren und dabei noch wesentlich niedriger gelegenen Stadt Ulfshuus.

Das Resultat des Vergleiches A unter 7.) (p. 90) wird also durch die 3 letzten Vergleiche des Telles B bestätigt.

Anmerkung:

Sehr lehrreich ist auch ein Vergleich der phänologischen Karte des Frühlingseinzuges in Großbritannien mit der entsprechenden für Mitteleuropa (E. Ihne, Perthes, Gotha, Pet. Mitt.) unter unserem jetzigen Gesichtspunkte. Ein entsprechender Vergleich läßt sich ohne Weiteres deshalb vornehmen, weil beiderseits die Gruppierung der Daten für die Abgrenzung der Zonen — jede zu 7 Tagen — die nämliche ist, und die analogen Zonen je durch ein und dieselbe Farbe gekennzeichnet wurden:

Auch bei dieser Vergleichung zeigt sich, als günstige Wirkung des Meeres, des Golfstromes, eine nördlichere Küstengegend erheblich verfrüht gegenüber südlicheren Strichen des inneren Festlandes, bezw. ebenso früh als die „absolut frühesten" Landschaften ganz Mitteleuropas, als die Bergstraße. Und es handelt sich dabei um den „eigentlichen" Frühling, d. h. eine Zeit, in der sich das „Wärmeverhältnis" von Wasser und Land bereits etwas zu Gunsten des Landes geändert hat: Für die 2 Karten ist nämlich der „Vorfrühling", die Periode des größten Wärmeüberschusses des Wassers, überhaupt gar nicht mit berücksichtigt.

V.

Die Vergleiche:
A. Aberystwich - Amsterdam.
B. Das „Problem der Nordseestationen“ mit den Vergleichen:

a) Middelburg—Werden.
b) Wilhelmshaven—Buxtehude.
c) Wilhelmshaven—Oldenburg.

In diesem Teile der Arbeit lege ich dar, wie das Verhältnis von oceanischer zu kontinentaler Witterung bereits bei einem phänologischen Vergleiche einer Stadt mit „direkter Seelage“ mit einem sehr „seenahen“ Orte zutage tritt.

A. Der Vergleich: Aberystwich — Amsterdam.

Beide Städte liegen auf demselben Breitengrade (52½°) und ihre Meereshöhe ist gleich niedrig (etwa 0 m); unterschiedlich zeigt sich nur — entsprechend den hier gewünschten Bedingungen — ihre Entfernung von dem Meere.

Aberystwich wird nämlich im Westen direkt von dem St. Georgskanal bespült, aber Amsterdam liegt um 25 Km von der Nordsee östlich entfernt.

Infolge des Vorherrschens westlicher Winde in ganz Westeuropa ist nämlich diese östliche Lage zur Nordsee für das Klima Amsterdams das bestimmende Moment, nicht seine Lage andrerseits an dem Westufer der Südersee; daß dieselbe phänologisch wirklich belanglos bleibt, wird in anderem Zusammenhange später dargetan (p. 114).

Unser Vergleich ist um so lehrreicher, als der Georgs-Kanal wärmere Wassermassen besitzt, als die Nordsee:

So kann ja eine eventuelle, im Laufe der Vegetationsperiode stärker wachsende Verringerung der zu vermutenden biologischen Verspätung Amsterdams wirklich nur dadurch begründet sein, daß bereits jener schmale, nur 25 km breite Landstreifen zwischen Nordseeküste und Amsterdam einen klimatischen Einfluß wegen der anderen Wärmekapazität des Landes geltend macht, daß im Sommer die westlichen „kühlen“ Nordseewinde schon auf diesem kurzen „Landwege“ eine gewisse Erhöhung ihrer Temperatur erfahren.

Warum der Wärmegrad des Wassers des Georgkanals ein recht hoher ist, läßt sich den Ausführungen entnehmen, welche den Anfang des IV. Kapitels, Teil B, bilden (p. 91).

Daß er ein höherer ist als derjenige der Nordsee an der holländischen Küste, leuchtet ein schon im Hinblicke auf die nur geringe Breite des Ärmelkanals, speziell der Straße von Calais, d. h. des Zustromes des warmen Golfstromes. Und andrerseits

hat natürlich die südliche Strömung des Golfstromes längs der Ostküste Schottlands und Englands, im N durch den Pentland Firth aus dem Atlantischen Ozean kommend, schon vor ihrer Einwirkung auf die Küste des Festlandes viel von ihrer ursprünglichen Wärme eingebüßt.

Gemäß all dieser Verhältnisse ist nun Aberystwich nahe der + 6° Januarisotherme gelegen: Südeuropäische Arten als Myrte und Geranien, verbringen hier schadlos den Winter im Freien. Dagegen beträgt die Januartemperatur der Nordsee in der uns hier interessierenden Gegend nur + 2°, die gleiche Temperatur Amsterdams sogar nur zwischen + 2° und + 1°: indem die Landzunge zu der Zeit abkühlend wirkt.

Aber im Juli bedingen im Gegensatze die „direkten", „kühlen" Seewinde in Aberystwich nur eine Wärme von + 16°, während jetzt die Temperatur Amsterdams auf + 18° steigt, unter dem Einflusse des Landstreifens: denn nach obigem sind die Winde über der Nordsee selbst immer kühler als die auf Aberystwich einwirkenden.

Die phänologischen Beobachtungen, welche für beide Städte gleichzeitig in den Jahren 1895 und 1897--1899 gemacht wurden, beziehen sich auf die Jahreszeiten Vorfrühling — Frühsommer.

Resultate:

1.) Zufolge der unmittelbaren und reichlichen Einwirkung der warmen Wassermassen des Golfstromes hat Aberystwich den Vorfrühling 15½ Tage eher als Amsterdam.

2.) Indem sich aber bereits durch den schmalen Landstreifen, welcher Amsterdam von dem Nordseeufer trennt, gewisse kontinentale Einflüsse ergeben, verringert sich der Unterschied der Eintrittszeiten je derselben Phänomene im Laufe der Vegetationsperiode mehr und mehr, ja überholt schließlich Amsterdam die englische Stadt.

3.) Im Erstfrühlinge zeigt allerdings Aberystwich noch immer einen Vorsprung von 8½ Tagen.

4.) Aber schon der Vollfrühling zieht in Amsterdam mit einer geringen Verfrühung ein.

5.) Und dieselbe erhöht sich im Frühsommer sogar auf 5 Tage: Obschon die westlichen Winde über der Nordsee selbst kühler sind als die auf Aberystwich einwirkenden.

6.) Auf Grund der Größe des phänologischen Einflusses, den der Landstreifen in der warmen Jahreszeit so deutlich ausübt, darf angenommen werden, daß andererseits auch bei jener anfänglichen Verspätung Amsterdams neben dem unter 1.) angeführten Grunde zugleich die derzeitig niedrigste Temperatur des Landes eine Rolle spielt.

7.) Obwohl an sich das Klima „seenaher" Orte [falls nur die Winde von der See her wehen (s. p. 87)], natürlich ein oceanisches ist, und bei seinem phänologischen Vergleiche mit dem von tiefer

Vegetations-phänomene:	Datum im Beobachtungsjahre								Berechnetes mittleres Datum	Einzel- und mittlere Differenzen zw. Aberyst. und Amsterdam					Mittlere Differenzen der botan. Jahreszeiten	Mittlere Daten
	1895	1897	1898	1899	1895	1897	1898	1899								
Corylus avell. b	19. 1.	13. 1.	5. 1.	15. 1.	18. 3.	20. 2.	1. 2.	27. 2.	13. 1.—23./24. 2.	−58	−38	−27	−43	−41½		
Alnus glut. b	10. 3.	—	5. 2.	22. 2.	21. 3.	—	20. 1.	8. 2.	21./22. 2.—15. 2.	−11	—	+16	+14	+6⅓		
Cornus mas b	20. 3.	—	2. 2.	15. 2.	22. 3.	—	31. 1.	12. 2.	22. 2.—21. 2.	−2	—	+2	+3	+1		**Vorfrühling**
Tussilago farf. b	—	28. 2.	—	—	—	2. 3.	—	—	28. 2.—2. 3.	—	−2	—	—	−2	−15½ Tage	1./2. 3.—17. 3.
Buxus semp. b	—	—	8. 3.	—	—	—	10. 4.	—	8. 3.—10. 4.	—	—	−33	—	−33		
Populus alba b	30. 3.	—	—	—	18. 4.	—	—	—	30. 3.—18. 4.	−19	—	—	—	−19		
Salix b	31. 3.	—	—	—	20. 4.	—	—	—	31. 3.—20. 4.	−20	—	—	—	−20		
Prunus spinosa b	—	—	—	3. 3.	—	—	—	6. 4.	3. 3.—6. 4.	—	—	—	−34	−34		
Acer pseud. BO	13. 4.	25. 3.	12. 3.	28. 3.	21. 4.	15. 4.	12. 4.	21. 4.	27. 3.—17. 4.	−8	−21	−31	−24	−21		
Aescul. Hipp. BO	10. 4.	25. 3.	—	3. 4.	20. 4.	3. 4.	—	11. 4.	2. 4.—11. 4.	−10	−9	—	−8	−9		
Fraxinus exc. b	15. 4.	13. 3.	17. 4.	6. 4.	24. 4.	14. 4.	20. 4.	2. 5.	5. 4.—22./23. 4.	−9	−32	−3	−26	−17½		
Ribes rubr. b	—	27. 3.	20. 4.	8. 4.	—	29. 3.	30. 3.	2. 4.	8. 4.—30./31. 3.	—	−2	+21	+6	+8⅓		
Betula alba BO	—	31. 3.	15. 4.	19. 4.	—	14. 4.	10. 4.	24. 4.	11. 4.—16. 4.	—	−14	+5	−5	−4⅔		**Erstfrühling**
Tilia grand. BO	20. 4.	10. 4.	—	—	24. 4.	19. 4.	—	—	15. 4.—21./22. 4.	−4	−9	—	—	−6½	−8½ Tage	12./13. 4.—21. 4.
Ulmus camp. BO	16. 4.	—	—	—	30. 4.	—	—	—	16. 4.—30. 4.	−14	—	—	—	−14		
Prunus av. b	27. 4.	10. 4.	17. 4.	10. 4.	27. 4.	23. 4.	27. 4.	29. 4.	16. 4.—26./27. 4.	+0	−13	−10	−19	−10½		
Fagus silv. BO	18. 4.	8. 4.	21. 4.	24. 4.	2. 5.	1. 5.	30. 4.	7. 5.	18. 4.—3. 5.	−14	−23	−9	−13	−15		
Pirus comm. b	19. 4.	—	—	—	28. 4.	—	—	—	19. 4.—28. 4.	−9	—	—	—	−9		
Acer camp. BO	24. 4.	—	—	—	28. 4.	—	—	—	24. 4.—28. 4.	−4	—	—	—	−4		
Quercus BO	27. 4.	24. 4.	22. 4.	29. 4.	6. 5.	3. 5.	4. 4.(?)	15. 5.	25. 4.—29. 4.	−9	−9	+18(?)	−16	−4		
Acer plat. BO	—	—	27. 4.	29. 4.	—	—	14. 4.	16. 4.	28. 4.—15. 4.	—	—	+13	+13	+13		
Fraxinus exc. BO	27. 4.	28. 4.	28. 4.	6. 5.	30. 4.	20. 4.	2. 5.	8. 5.	29./30. 4.—30. 4.	−3	+8	−4	−2	−¼		
Acer pseud. b	—	1. 5.	—	—	—	29. 4.	—	—	1. 5.—29. 4.	—	+2	—	—	+2		
Syringa vulg. b	10. 5.	1. 5.	2. 5.	6. 5.	10. 5.	8. 5.	6. 5.	7. 5.	5. 5.—8. 5.	±0	−7	−4	−1	−3		
Aesculus Hipp. b	8. 5.	1. 5.	4. 5.	16. 5.	5. 5.	7. 5.	10. 5.	16. 5.	7. 5—9./10. 5.	+3	−6	−6	+0	−2¼		**Vollfrühling**
Crataegus ox. b	10. 5.	5. 5.	4. 5.	13. 5.	18. 5.	21. 5,	19. 5.	22. 5.	8. 5.—20. 5.	−8	−16	−15	−9	−12	+2/7 Tag	11. 5.—11./12. 5.
Cytisus lab. b	15. 5.	—	18. 5.	18. 5.	13. 5.	—	14. 5.	18. 5.	17. 5.—15. 5.	+2	—	+4	+0	+2		
Berberis vulg. b	—	19. 5.	—	—	—	10. 5.	—	—	19. 5.—10. 5.	—	+9	—	—	+9		
Sorbus auc. b	15. 5.	18. 5.	21. 5.	28. 5.	12. 5.	13. 5.	17. 5.	15. 5.	20./21. 5—14. 5.	+3	+5	+4	+13	+6¼		
Cornus sang. b	—	25. 5.	23. 5.	10. 6.	—	14. 5.	20. 5.	22. 5.	30. 5.—19. 5.	—	+11	+3	+19	+11		**Frühsommer**
Sambucus n. b	1. 6.	29. 5.	1. 6.	8. 6.	1. 6.	4. 6.	29. 5.	1. 6.	2. 6.—1. 6.	+0	−6	+3	+7	+1	+5 Tage	7. 6.—2. 6.
Symphoric. rac. b	—	—	10. 6.	10. 6.	—	—	3. 6.	4. 6.	10. 6.—3./4. 6.	—	—	+7	+6	+6⅓		
Ligustrum r. b	—	6. 6.	23. 6.	18. 6.	—	16. 6.	20. 6.	18. 6.	16. 6.—18. 6.	—	−10	+3	±0	+2⅓		
	für Aberystwich				**für Amsterdam**				**für Aberyst. Amst.**	**berechnet für Aberystwich**						**für Aberyst. Amst.**

im Binnenlande gelegenen Orten das Verhältnis von See- zu Landklima zutage tritt (p. 89, 90), erscheint es aber gegenüber dem des „direkten“ Küstenlandes kontinental.

B. Das „Problem der Nordseestationen“ mit den Vergleichen:

a) Middelburg—Werden
b) Wilhelmshaven—Buxtehude
c) Wilhelmshaven—Oldenburg:

In unserem jetzigen Zusammenhange werden wir auf das Problem der „Nordseeküste“ geführt, über welches ich schon am Schlusse der Einleitung dieser Arbeit kurz berichtet habe (p. 81).

Gewisse Nordseestationen waren von Ihne dem allgemeinen Gesetze der Verzögerung des Frühlingsbeginnes mit zunehmender geographischer Länge zuwider befunden worden; direkte Seestädte zeigten sich phänologisch verspätet gegenüber östlich gelegenen Orten. Mit einer gewissen größeren Entfernung von dem Meere verspätete sich allerdings wieder normalerweise der Eintritt der Blütezeit gegen die am Meere gelegenen Orte: so ist Lemitten, 738 Km östlich von Wöhrden gelegen, im Mittel bereits 4 Tage gegen Wöhrden zurück; Neubrandenburg, 338 km östlich von Wilhelmshaven gelegen, dieser Stadt gegenüber um 0,6 Tage zurück: ganz offenbar, weil der weit strengere, kontinentale Winter dieser östlicheren Orte biologisch noch länger nachwirkt.

Die Erkläiung für das ungewöhnliche Verhalten, von dem ich oben zuerst sprach, steht aber bislang noch aus. Sie ergibt sich aber nun eben unter dem Gesichtspunkte unseres Teiles der Arbeit; schon durch die reine Überlegung gewinnt diese meine Behauptung einen höchsten Grad von Wahrscheinlichkeit:

Es sind nämlich zunächst einmal alle untersuchten abweichend erscheinenden „östlicheren“ Stationen „seenahe“ Orte, die westlichen dagegen „direkte“ Küstenstädte, weil die Nordseeküste in der fraglichen Gegend in einer nordöstlichen Richtung ansteigt.

Und dann bringen ja die Ihne'schen phänologischen Zahlen — ihrem anderen Zwecke entsprechend — auch gar nicht die thermischen Verhältnisse von der gesamten Vegetationsperiode zum Ausdruck, sondern sind lediglich die Daten der Aufblühzeit von 13 Holzpflanzen, welche bei uns insgesamt in einem Zeitraume von nur 6 Wochen, ausschließlich im Erstfrühling und Vollfrühlinge, zur Blüte gelangen.

Prinzipiell hat uns aber schon der vorhergehende Vergleich dargetan, daß ev. nur die allerersten Phänomene des Jahres den vorherigen Wärmeüberschuß des Meeres veranschaulichen, daß die Wärme des Meeres bereits im Laufe des Frühlings von der des benachbarten Landes übetroffen sein kann, selbst dann, wenn der Wärmeüberschuß des Wassers zuerst ein besonders hoher war, die Fläche des in Frage stehenden Landstreifens aber nur eine

recht kleine ist: Weil ja dem letzteren nicht allein seine viel größere Erwärmungsfähigkeit, sondern, eben zufolge seiner Seenähe, zu einem Gutteil der milde maritime Winter ebenfalls zu Gute kommt.

Und speziell in unserem jetzigen Falle muß ja die Wärme des Wassers von dem Lande noch beträchtlich eher als bei dem vorigen Beispiele überholt werden deshalb, weil jetzt der höchste Wärmeüberschuß des Wassers bedeutend geringer ist als im vorangehenden Vergleiche:

Sodaß also wirklich mit bestem Grunde erwartet werden muß, daß hier besonders bald die Pflanzen je in den „seenahen" östlicheren der von Ihne miteinander verglichenen Orten sich früher entwickeln als in den „echten", westlichen Küstenstädten.

Leider fehlen mir für die in Frage kommenden Vergleiche: Ostende—Antwerpen und Utrecht—Varsseveld die Einzeldaten der allerersten Phänomene. Da ferner die physiologischen Unterschiedlichkeiten zwischen Wöhrden und Eutin deutlich auf einer noch anderen Ursache beruhen — ich verbreite mich demnächst in einer Spezialarbeit auch darüber — bleiben mir von den von Ihne erwähnten „Nordseestationen" nur: Middelburg—Werden und Wilhelmshaven — Buxtehude. Zu ihrer Ergänzung habe ich aber Wilhelmshaven auch noch mit Oldenburg verglichen.

a) der Vergleich: Middelburg—Werden.

Gerade dieser Vergleich ist besonders wichtig! Denn Middelburg, auf der Insel Walcheren, liegt 0 m hoch, aber das um 236 Km östlich entfernte Werden 92 m hoch. So war natürlich die von Ihne gefundene Verspätung Middelburgs um 3,5 Tage bislang besonders hoch bewertet worden, weil selbst die größere Höhe der Vergleichsstadt sie nicht „aufhebt".

Zur Berechnung der Daten der Vegetationsjahreszeiten dienen mir hier 1—6-jährige Beobachtungen von den Jahren 1890—1895.

Resultate:

1.) Weil auf Middelburg zur Winterszeit die milde oceanische Witterung unmittelbar einwirkt, hat der Vorfrühling dieser Stadt vor dem Werdens den gewaltigen Vorsprung von 21 Tagen.

2.) Da die leichtere Erwärmungsfähigkeit des Landes in seenahen Orten sich deshalb sehr leicht bemerkbar macht, weil sie den Vorteil des maritimen Winters ja auch zu einem Gutteil genossen hatten, verzögert sich in Middelburg schon der Erstfrühling um 1 Tag und wächst die Verspätung des Vollfrühlings und des Frühsommers auf je 7 Tage, die des Hochsommers gar auf 2 Wochen.

3.) Das Problem der Verspätung des Frühlingseinzuges in den Nordseestationen gegenüber östlicheren, nicht allzu entfernten Orten

findet also in dem Verhältnisse von oceanischer zu kontinentaler Witterung, zwischen einer direkten Küstenstadt und einem seenahen Orte, seine völlige Erklärung.

Vegetations-phänomene	Datum im Beobachtungsjahre											
	1890	1891	1892	1893	1894	1895	1890	1891	1892	1893	1894	1895
Galanthus niv. b	—	—	—	—	4. 2.	10. 3.	—	—	—	—	11. 2.	12. 3.
Ranunculus b	—	—	—	—	13. 2.	—	—	—	—	—	22. 3.	—
Pirus commun. b	—	—	—	7. 4.	6. 4.	—	—	—	—	5. 4.	4. 4.	—
Ribes rubrum b	—	14. 4.	10. 4.	29. 3.	29. 3.	19. 4.	—	20. 4.	6. 4.	1. 4.	29. 3.	18. 4.
Prunus avium b	—	30. 4.	26. 4.	4. 4.	2. 4.	—	—	29. 4.	20. 4.	4. 4.	4. 4.	—
Ribes gross b	—	—	—	—	—	18. 4.	—	—	—	—	—	18. 4.
Narciss. poetic. b	—	—	—	21. 4.	20. 4.	—	—	—	—	29. 4.	16. 4.	—
Pirus malus b	—	10. 5.	—	16. 4.	12. 4.	7. 5.	—	6. 5.	—	11. 4.	11. 4.	1. 5.
Syringa vulg. b	—	—	—	20. 4.	20. 4.	12. 5.	—	—	—	22. 4.	15. 4.	2. 5.
Cytisus lab. b	—	29. 5.	—	24. 4.	—	12. 5.	—	13. 5.	—	2. 5.	—	15. 5.
Aesculus Hipp. b	—	—	—	—	—	18. 5.	—	—	—	—	—	1. 5.
Cydonia vulg. b	—	—	—	—	—	24. 5.	—	—	—	—	—	18. 5.
Rubus idaeus b	22. 5.	29. 5.	4. 6.	8. 5.	—	31. 5.	21. 5.	28. 5.	24. 5.	5. 5.	—	18. 5.
Sambucus n. b	1. 6.	20. 6.	—	—	—	10. 6.	1. 6.	6. 6.	—	—	—	1. 6.
Ribes rubr. f	25. 6.	2. 7.	14. 6.	20. 6.	—	23. 6.	22. 6.	23. 6.	24. 6.	6. 6.	—	20. 6.
Lilium cand. b	—	—	—	—	2. 7.	6. 7.	—	—	—	—	30. 6.	1. 7.
Ribes grossul. f	—	—	—	—	—	20. 7.	—	—	—	—	—	10. 7.
Sambucus n. f	20. 9.	4. 10	—	—	—	—	12. 8.	1. 9.	—	—	—	—
	für Middelburg						für Werden					

Vegetations-phänomene	Berechnetes mittleres Datum	Einzel- und mittlere Differenzen zw. Midd. u. Werden.							Mittlere Differ. der bot. Jahreszeit.	Mittlere Daten der bot. Jahreszeit.
Galanthus niv. b	21. 2.—25./26. 2.	—	—	—	—	−7	−2	$-4\frac{1}{2}$	−21 Tg. (rund)	**Vorfrühl.** 17. 2.—10. 3.
Ranunculus b	13. 2.—22. 3.	—	—	—	—	−37	—	−37		
Pirus commun. b	6. 4.—4. 4.	—	—	—	+2	+2	—	+2		
Ribes rubr. b	8. 4.—8./9. 4.	—	−6	+6	−3	+0	+1	$-\frac{2}{5}$	+1 Tag (rund)	**Erstfrühl.** 16. 4.—15. 4.
Prunus avium b	15./16. 4.—14. 4.	—	+1	+6	+0	−2	—	$+1\frac{1}{4}$		
Ribes gross. b	18. 4.—18. 4.	—	—	—	—	—	+0	+0		
Narciss. poetic. b	20./21. 4—22./23. 4.	—	—	—	−8	+4	—	−2		
Pirus malus b	26. 4.—22. 4.	—	+4	—	+5	+1	+6	+4		
Syringa vulg. b	27./28. 4—23. 4.	—	—	—	−2	+5	+10	$+4\frac{1}{3}$	+7 Tage (rund)	**Vollfrühl.** 13. 5.—6. 5.
Cytisus lab. b	12. 5.—10. 5.	—	+16	—	−8	—	−3	$+1\frac{2}{3}$		
Aesculus Hipp. b	18. 5.—1. 5.	—	—	—	—	—	+17	+17		
Cydonia vulg. b	24. 5.—18. 5.	—	—	—	—	—	+6	+6		
Rubus idaeus b	25. 5.—19. 5.	+1	+1	+11	+3	—	13	$+5\frac{4}{5}$	+7 Tage (rund)	**Frühsommer** 2. 6.—26. 5.
Sambucus n. b	10. 6.—2./3. 6.	+0	+14	—	—	—	+9	$+7\frac{2}{3}$		
Ribes rubr. f	23. 6.—19. 6.	+3	+9	−10	+14	—	3	$+3\frac{4}{5}$	+13 Tg. (rund)	**Hochs.** 26. 7.—13. 7.
Lilium cand. b	4. 7.—30. 6./1. 7.	—	—	—	—	+2	+5	$+3\frac{1}{2}$		
Ribes grossul. f	20. 7.—10. 7.	—	—	—	—	—	+10	+10		
Sambucus n. f	27. 9.—22. 8.	+39	+33	—	—	—	—	+36		
	für Midd. Werd.	berechnet für Middelburg								für Midd. Werd.

Vegetations-phänomene	Datum im Beobachtungsjahre für Wilhelmshaven 1883	1884	1885	1886	Datum im Beobachtungsjahre für Buxtehude 1883	1884	1885	1886	Berechnetes mittleres Datum für Wilh. — Buxt.	Einzel- und mittlere Differenzen zw. Wilhelmshaven u. Buxtehude (berechnet für Wilhelmshaven) 1883	1884	1885	1886	Mittel	Mittlere Differenz. der botan. Jahreszeiten (berechnet für Wilhelmshaven)	Mittlere Daten der botan. Jahreszeiten für Wilh. Buxt.
Prunus spin. b	—	8. 4.	28. 4.	—	—	26. 4.	27. 4.	—	18. 4.—26./27. 4.	—	−18	+1	−1	$-8^1/_2$	$-^1/_2$ Tag (rund)	**Erstfrühling** 26. 4.—26./27. 4.
Ribes rubrum b	—	—	20. 4.	—	—	—	19. 4.	—	20. 4.—19. 4.	—	—	+1	—	+1		
Prunus cerasus b	—	9. 4.	25. 4.	7. 5.	—	11. 4.	26. 4.	9. 5.	24. 4.—25./26. 4.	—	−2	−1	−2	$-1^2/_3$		
Pirus comm. b	7. 5.	11. 4.	27. 4.	9. 5.	11. 5.	12. 4.	22. 4.	6. 5.	29. 4.—28. 4.	−4	−1	+5	+3	$+^3/_4$		
„ *malus* b	15. 5.	5. 5.	9. 5.	19. 5.	6. 5.	2. 5.	1. 5.	12. 5.	12. 5.—5. 5.	+9	+3	+8	+7	$+6^3/_4$		
Aesculus Hipp. b	19. 5.	13. 5.	13. 5.	19. 5.	17. 5.	12. 5.	8. 5.	13. 5.	16. 5.—12./13. 5.	+2	+1	+5	+6	$+3^1/_2$	+1 Tag	**Vollfrühling** 19. 5.—18. 5.
Syringa vulg. b	23. 5.	11. 5.	15. 5.	21. 5.	17. 5.	12. 5.	7. 5.	19. 5.	17./18. 5.—14. 5.	+6	−1	+8	+2	$+3^3/_4$		
Cytisus Lab. b	—	14. 5.	22. 5.	—	—	20. 5.	28. 5.	—	18. 5.—24. 5.	—	−6	−6	—	−6		
Sorbus aucup. b	—	—	22. 5.	20. 5.	—	—	28. 5.	20. 5.	21. 5.—24. 5.	—	—	−6	±0	−3		
Crataeg. ox. b	26. 5.	14. 5.	29. 5.	28. 5.	15. 5.	12. 5.	21. 5.	21. 5.	24. 5.—17. 5.	+11	+2	+8	+7	+7		

b) der Vergleich: Wilhelmshaven—Buxtehude.

Auch diese Orte weichen nur bezüglich der geographischen Länge von einander ab. Sie liegen 100 km voneinander entfernt.

Die in der bezgl. Tabelle enthaltenen Daten gelten für je dieselben Phänomene in 4 übereinstimmenden Jahren, 1883—1886. In den Jahren 1885 und 1886 wurden in Wilhelmshaven von 2 Beobachtern zugleich Aufzeichnungen gemacht, welche innerhalb der Fehlergrenze liegende kleine Verschiedenheiten zeigen. Natürlich berücksichtigte ich je die frühesten Angaben.

Resultat.

Wennzwar leider für diese 2 Orte Beobachtungen, welche sich auch auf die Phänomene des Vorfrühlings beziehen, gänzlich fehlen, tritt doch die prinzipielle Übereinstimmung des Klimas wie des phänologischen Verhaltens mit dem vorigen Vergleiche deutlichst zutage: Der Vorsprung des direkt an der See gelegenen Ortes zu Beginn des Jahres, sowie die alsdann eintretende relative Verspätung seiner Phasen.

c) Der Vergleich: Wilhelmshaven—Oldenburg.

Dieser Vergleich ergänzt den voranstehenden, insofern er sich auf dieselbe Nordseestation bezieht; die andere Stadt ist indes südlich zu ihr gelegen. Insofern ergänzt er aber auch noch den früheren Teil der Arbeit, in welchem das Verhältnis von Küstenstädten zu je südlichen Binnenorten ergründet wurde (p. 87).

Die Entfernung Oldenburgs von Wilhelmshaven ist geringer als die Buxtehudes; aber im Hinblick auf die phänologische Bedeutung anderer geographischer Breite (p. 79) müßten doch die Unterschiede im Eintritte je derselben botanischen Jahreszeiten zwischen Oldenburg—Wilhelmshaven größer sein als zwischen Buxtehude—Wilhelmshaven. Insbesondere kann deshalb auch erwartet werden, daß die „seenahe" Stadt den „Küstenort" relativ noch früher überholt, als im vorigen Beispiele.

Lediglich auf Grund der ungleichen geographischen Breite müßte ja in Oldenburg Vorfrühling wie Erstfrühling, wie Vollfrühling, Frühsommer, Hochsommer, Frühherbst wie Spätherbst um ein und denselben Betrag eher beginnen als in dem nördlicheren Wilhelmshaven.

Die gleichzeitig beiderorts gemachten phänologischen Ermittelungen, von den Jahren 1883—1885 und von 1897, zeigt uns die Übersicht S. 105:

Resultate:

1.) Zufolge seiner südlicheren Lage ist hier der „seenahe" Ort Oldenburg, schon zu einer Zeit vor Wilhelmshaven phänologisch voraus, wo Buxtehude noch etwas verspätet erscheint, im E. F.

2.) Auch alle anderen beobachteten Jahreszeiten haben in Oldenburg ein früheres Datum, aber es berührt ja auch leider keine einzige Beobachtung den Vorfrühling: Gleichwohl deuten auch hier

Vegetations-phänomene	Datum im Beobachtungsjahre								Berechnetes mittleres Datum	Einzel- und mittlere Differenzen zw. Wilhelmshaven und Oldenburg					Mittlere Differenz. der botan. Jahreszeiten	Mittlere Daten der botan. Jahreszeiten
	1883	1884	1885	1897	1883	1884	1885	1897								
Ribes rubr. b	—	—	20. 4.	2. 5.	—	—	16. 4.	22. 4.	26. 4.—19. 4.	—	—	+4	+10	+7	$+3^{4}/_{5}$ Tage	**Erstfrühling** 28. 4.—24./25. 4.
Prunus spin. b	7. 5.	8. 4.	28. 4.	—	5. 5.	4. 4.	21. 4.	—	24. 4.—20. 4.	+2	+4	+7	—	$+4^{1}/_{8}$		
„ *cerasus* b	1. 5.	9. 4.	25. 4.	—	7. 5.	5. 4.	24. 4.	—	21./22. 4.—22. 4.	—6	+4	+1	—	$-^{1}/_{3}$		
Pirus comm. b	7. 5.	11. 4.	27. 4.	6 5.	8. 5.	6. 4.	26. 4.	3. 5.	28. 4.—26. 4.	—1	+5	+1	+3	+2		
„ *malus* b	15. 5.	5. 5.	9. 5.	15. 5.	14. 5.	21. 4.	2. 5.	12. 5.	11. 5.—4./5.5.	+1	+14	+8	+3	$+6^{1}/_{2}$		
Syringa vulg. b	23. 5.	11. 5.	—	21. 5.	15. 5.	29. 4.	—	18. 5.	18./19. 5.—11. 5.	+8	+12	—	+3	$+7^{2}/_{8}$	$+4^{1}/_{2}$ Tage (rund)	**Vollfrühling** 21. 5.—16./17. 5.
Aesculus Hipp. b	19. 5.	13. 5.	13. 5.	20. 5.	13. 5.	14. 5.	6. 5.	15. 5.	16. 5.—12. 5.	+6	—1	+7	+5	$+4^{1}/_{4}$		
Cytisus Lab. b	—	14. 5.	22. 5.	31. 5.	—	13. 5.	22. 5.	20. 5.	22. 5.—18. 5.	—	+1	+0	+11	+4		
Crataegus ox. b	26. 5.	—	29. 5.	—	20. 5.	—	19. 5.	—	27. 5.—19. 5.	+6	—	+10	—	+8		
Sorbus auc. b	—	—	22. 5.	—	—	—	24. 5.	—	22. 5.—24. 5.	—	—	—2	—	—2		
Sambucus n. b	17. 6.	24. 5.	17. 6.	—	6. 6.	14. 5.	2. 6.	—	9. 6.—28. 5.	+11	+10	+15	—	+12	$+12^{1}/_{2}$ Tage	**Frühsommer** 13. 6.—31. 5./1. 6.
Symphoric. r. b	17. 6.	—	—	—	4. 6.	—	—	—	17. 6.—14. 6.	+13	—	—	—	+13		
	für Wilhelmshaven				für Oldenburg				für Wilh. Oldenb.	berechnet für Wilhelmshaven						für Wilh. Old.

alle Verhältnisse auf den biologischen Vorteil direkter Seelage zur Winterszeit hin:

3.) Denn auch in diesem Beispiele wird der Vorsprung der seenahen Stadt im Laufe der Vegetationsperiode immer größer, steigert sich von fast 4 Tagen im E. F. auf $4^1/_2$ Tage im V.-Fr., und gar $12^1/_2$ Tage im Fr.-S.

4.) Entsprechend der gehegten Erwartung sind diese Unterschiede des Eintrittes der einzelnen Jahreszeiten größer als je die entsprechenden zwischen Buxtehude—Wilhelmshaven.

5.) Das „Problem der Nordseestationen" muß also tatsächlich unter dem Gesichtspunkte dieses Teiles der Arbeit als gelöst betrachtet werden; die geographische Länge, ebenso aber die geographische Breite einer Stadt ist [für Mitteleuropa] nur dann für die Witterung und das physiologische Verhalten allgemein maßgeblich, wenn es sich um Orte des Binnenlandes handelt; für das klimatische und biologische Verhältnis von direkten Küstenstädten zu beliebig gelegenen seenahen Orten sind aber besondere Umstände von Einfluß: einmal das Verhältnis oceanischer zu kontinentaler Witterung, dann aber eine stärkere Einwirkung speciell des milden oceanischen Winters auch noch in den seenahen Orten, derzufolge in den seenahen Orten besonders bald die Wärme größer wird als wie in direkten Küstenstädten.

VI.

Der Vergleich: Porto-New-York.

Jetzt handelt es sich um das klimatische und phänologische Verhältnis zweier direkter Küstenorte desselben Meeres. Es soll dargetan werden, daß auch trotz durchaus symmetrischer Lage an demselben Oceane entgegengesetzte biologische Verhältnisse, ja sogar in schroffster Weise, bestehen können.

New-York und Porto haben zwar bei gleicher niedrigster Meereshöhe und unmittelbarer Nähe desselben 41° n. Br. beide eine symmetrische direkte Seelage am Atlantischen Ozean:

Aber trotz dieser Übereinstimmungen ist ihr Klima grundverschieden.

Denn der gesamte Westen Europas wird im Winter durch eine kräftige Zyklone bei Island beeinflußt, die südwestliche warme Winde nach ganz Westeuropa gestattet; im Sommer lagert bei Island ein Hochdruckgebiet, das den Zugang westlicher Seewinde von den starken Hochdruckgebieten der Azoren nach Europa nicht hindert. Und nur allein dann, wenn der Luftdruck bei Island zu stark wird, haben wir in Europa mehr nördliche Winde und eine negative Abweichung der Temperatur zu erwarten: Aber im großen und ganzen ist und bleibt ungeachtet dessen doch das gesamte Westeuropa die klimatisch begünstigte, echt „ozeanische, atlantische" Klimaprovinz, mit durchweg mildem Winter und kühlem Sommer.

Ihr südlicher Teil, der uns ja hier besonders interessiert, der Küstenstrich Portugals, zeigt natürlich besonders geringe ab-

solute und relative Schwankungen zwischen den Jahreszeiten, und zu seinem weiteren Vorteile viel Regen: Nach der sehr ausführlichen Arbeit Hellmanns (Die Regenverhältnisse der iberischen Halbinsel, Ztschr. d. Ges. f. Erdk., Berlin, 23. Bd. 1888) gibt es hier sowohl im Frühjahr wie auch im Herbst ein Maximum von derselben Größe; sodaß also hier das gesamte Jahr hindurch genugsam Bodenfeuchtigkeit vorhanden ist.

Aber im Westen, in der Umgebung von New-York, ist im Gegensatz das Klima, infolge des Vorherrschens nordwestlicher Landwinde ein charakteristisches kontinentales, sind die Witterungsgegensätze zwischen den einzelnen Jahreszeiten ganz bedeutend größer als unter gleicher Breite in Europa, ist der Winter sehr hart, der Sommer sehr heiß.

Man ist gewiß versucht, von der Meeresnähe und der nicht weiten Entfernung des Golfstromes wenigstens eine mäßigende Einwirkung auf das Festlandklima im Westen zu erwarten, aber es bringen ja auch gewaltige Meeresströmungen, die im atlantischen Ozeane einzigartige Entwickelungsmöglichkeiten finden, einen Temperaturgegensatz zwischen den nördlichen gegenüberliegenden Küsten der alten und neuen Welt zustande:

Denn die im mexikanischen Golfe angesammelten tropisch warmen Gewässer, zwischen Kuba und Florida sich wieder in den Ozean hinaus ergießend, vom 40° n. Br. an als Golfstrom bekannt, entwickeln sich, von den Westwinden erfaßt, bekanntlich immer breiter und breiter nach Osten hin, und treffen auch die portugiesische Küste. Indem der nördliche Teil dieser Strömung, der „Nordatlantische Ring" einen höchst bedeutsamen Ausläufer noch sogar durch das „große Doppeltor" hindurch selbst in die höchsten Breiten entsendet, wird, unter weiterer Mithilfe der submarinen Bodenschwelle des „Thomson-Rückens" zwischen Schottland und den Färör, ein beträchtlicherer Zustrom der kalten polaren Tiefsee in die warmen atlantischen Gewässer des Ostens verhindert. (Schott. Geogr. d. Atl. Oz. Hamburg 1912, S. 121).

Dagegen verläuft aber nun, aus dem nördlichen Eismeer stammend, der Ostgrönlandstrom, dicht Grönlands Küste angeschmiegt, bis zum Farewellkap, hier nach Norden umbiegend, um sich, allmählich links abkurvend, mit einer zweiten polaren eiskalten Strömung südlicher Richtung, dem Labradorstrome, zu einen, und zusammen bis Neufundland, ja bis zur Küste der Vereinigten Staaten die Wassertemperatur wesentlich zu erniedrigen, speciell auch infolge des bis in den Sommer hinein andauernden Treibeises; Sind so doch treibende Eisberge, wenn auch seltener, im Mai und Juni sogar bis zum 39° n. Br. im Westen beobachtet worden; und hat noch die Hudson-Bai, die bis in die Breite von Köln nach Süden reicht, und deren Bedeutung alsbald zu gedenken gilt, einen echt arktischen Charakter. Auf ihren stets kalten Wassermassen trifft man zu allen Jahreszeiten Eisberge an, und die Fahrzeit beschränkt sich lediglich auf 16 Wochen, von Anfang Juli bis Ende Oktober.

Man begreift jetzt, daß auch bei marinen Winden im We-

Vegetationsphänomene	Daten im Beobachtungsjahre 1883	1884	1885	1886	1887	1898	1899	1900	Berechnete „Mittlere Daten“ (für Porto)	(für N.-York)	Mittlere Differenzen	Mittlere Differenz. der botan. Jahreszeiten	Mittlere Daten der botan. Jahreszeiten
Prunus cerasus b	10. 3.	12. 3.	8. 3.	12. 3.	15. 3.	—	28. 4.	26. 4.	11. 3.	27. 4.	+ 47 Tage		
Pirus communis b	6. 3.	8. 3.	18. 3.	21. 3.	14. 3.	—	2. 5.	28. 4.	13. 3.	30. 4.	+ 48 „		
Aesculus Hippocast. BO	25. 3.	18. 3.	20. 3.	15. 3.	14. 3.	18. 4.	27. 4.	22. 4.	18. 3.	22. 4.	+ 35 „	+ 38 Tge.	**Erstfrühling**
Betula alba BO	16. 3.	12. 3.	24. 3.	25. 3.	—	—	—	20. 4.	19. 3.	20. 4.	+ 32 „		19. 3.—26. 4.
Prunus avium b	30. 3.	30. 3.	25. 3.	19. 3.	18. 3.	20. 4.	28. 4.	26. 4.	24. 3.	25. 4.	+ 32 „		
Quercus peduncul. BO	25. 3.	26. 3.	27. 3.	8. 4.	13. 4.	—	—	3. 5.	1. 4.	3. 5.	+ 32 „		
Syringa vulgaris b	—	6. 4.	29. 3.	4. 4.	3. 4.	10. 5.	12. 5.	6. 5.	3. 4.	9. 5.	+ 36 „		
Betula alba b	15. 4.	18. 4.	30. 3.	—	—	15. 4.	24. 4.	22. 4.	11. 4.	20. 4.	+ 9 „	+ 31½	**Vollfrühling**
Aesculus Hippocast. b	15. 4.	20. 4.	15. 4.	12. 4.	7. 4.	14. 5.	15. 5.	4. 5.	14. 4.	11. 5.	+ 27 „	Tage	8./9. 4.—10. 5
Fagus silvatica BO	15. 4.	20. 4.	15. 4.	—	—	—	—	29. 4.	17. 4.	29. 4.	+ 12 „		
Pirus malus b	20. 4.	28. 4.	3. 4.	26. 4.	24. 4.	28. 4.	2. 5.	30. 4.	20. 4.	30. 4.	+ 10 „		
Ligustrum vulgare b	8. 5.	12. 5.	2. 6.	20. 5.	18. 5.	—	—	15. 6.	18. 5.	15. 6.	+ 28 „	+ 23 Tage	**Frühsommer**
Vitis vinifera b	9. 5.	15. 5.	1. 6.	30. 5.	25. 5.	—	12. 6.	6. 6.	22. 5.	9. 6.	+ 18 „		20. 5.—12. 6.
Tilia grandifolia b	—	25. 6.	3. 6.	8. 7.	2. 7.	—	—	15. 6.	24. 6.	15. 6.	— 9 „	— 9 Tage	**Hochs.** 24. 6.—15. 6.
Aesculus Hippocast. LV	26. 10.	12. 10.	12. 10.	12. 10.	15. 10.	—	12. 10.	—	15. 10.	12. 10.	— 3 „	— 3 Tage	**Herbst** 15. 10.—15. 10.
	für Porto					**für New-York**			**für Porto**	**für N.-York**	**berechnet für New-York**		**für Porto — für New-York**

sten, durch das ungehinderte Zuströmen einerseits der kalten Winde von der Hudson-Bai her, andererseits von warmen Luftmassen vom sehr heißen Golf von Mexiko her, eine Milderung der Gegensätze des Klimas nicht erreicht werden kann, daß nur verheerende Wirbelstürme und krasseste Wetterstürze zustandekommen, gelegentlich deren Temperaturdifferenzen von 40° an einem einzigen Tage keine Seltenheit sind.

Zufolge der Einwirkung der gewöhnlichen. beständigen NW-Landwinde hat nun zwar New-York eine selbe Sommertemperatur 24°, wie das mediterrane, sehr heiße Neapel, mit dem es auch eine gleiche geographische Breite hat, aber einen Winter wie Göteburg von — 1°. Die Zahl der Frostmonate beträgt 2, die äußersten Endwerte sind — 25° und + 38°. Morgentemperaturen über + 29° kommen im Sommer manchmal 8 Tage hintereinander vor.

Dagegen verläuft in größter Nähe von Porto die + 10° Januarisotherme, während die Durchschnittstemperatur im Juli nur 22° C beträgt, die mittlere Jahreswärme ca. 15°.

Als phänologisches Vergleichsmaterial für New-York und Porto dienen nun ohne jede Auswahl alle Arten, die beiderorts zugleich beobachtet werden.

Für Porto liegen bezügliche Angaben vor fast ausschließlich von 5 Jahren, von 1883 bis incl. 1887, für New-York wenigstens vorwiegend von 3 Jahren, von 1898 bis incl. 1900.

Da die wenigen Beobachtungsjahre für die beiden Stationen also in keinem einzigen Falle zusammenfallen, verweise ich in diesem Falle mit besonderem Nachdruck auf alle Einzeldaten der einzelnen Jahre: damit man sich durch die gute Übereinstimmung der Termine von allen Beobachtungsjahren für je dasselbe Entwickelungsphänomen je in derselben Stadt, überzeugen möge, wie, trotz der Verschiedenheit und ziemlichen Kürze der Beobachtungszeiträume, die für den Vergleich zugrundegelegten berechneten „mittleren Daten" hier doch der Wirklichkeit mindestens sehr nahe kommende und demzufolge wirklich gut brauchbare Zahlen sind:

In Worten besagt uns die vorstehende Tabelle:

A) Es ist tatsächlich das phänologische Verhalten der 2 Orte der Ausdruck je ihrer grundverschiedenen klimatischen Verhältnisse; denn

I. G a n z a l l g e m e i n b e t r a c h t e t, wird s c h o n a u f d e n e r s t e n B l i c k die g r o ß e k l i m a t i s c h e D i f f e r e n z z w i s c h e n d e n 2 S t a t i o n e n a u g e n f ä l l i g s t a n g e d e u t e t:

a) Durch eine ganz bedeutende Verschiedenheit der Eintrittszeiten der meisten je gleichen Phänomene.

b) Durch eine z. T. recht abweichende Reihenfolge des Eintritts der Phasen in den 2 Städten (vgl. die berechneten „Mittleren Daten" der einzelnen Erscheinungen!): Bekanntlich beruht ja eine solche auf der relativ ungleichen Empfänglichkeit der einzelnen Spezies für ein andersartiges, wärmeres oder kälteres Klima.

II. Auch insbesondere bei spezieller Prüfung entspricht das Vergleichsergebnis je den spezifischen meteorologischen Verhältnissen auf das genaueste:

a) Gemäß dem großen Unterschiede zwischen dem sehr strengen kontinentalen Winter und dem milden maritimen Winter verspäten sich in New-York gegenüber Porto die ersten Vegetationserscheinungen ganz beträchtlich, im Durchschnitt um 1 Monat, anfangs sogar um 1½ Monat.

α) Der „E. F." zeigt eine mittlere Verspätung von 38 Tagen, bei den mittleren Daten: 19. 3 bezw. 26. 4.

β) Der „V.-F." verzögert sich noch um 31½ Tage, bei den Normalwerten 8./9. 4. und 10. 5.

b) Zufolge der, mit ansteigendem Sommer immer mehr und mehr überragenden kontinentalen Hitze New-York's verringert sich weiterhin noch mehr der Vorsprung Porto's, ja schließlich übertrifft sogar New-York um mehrere Tage:

α) Der „F. S." bleibt im Mittel nur noch um 23 Tage zurück, bei den Mittelwerten 20. 5 bezw. 12. 6.

β) Der „H. S." ist sogar schon um 9 Tage voraus, zufolge der Normaldaten: 24. 6. bezw. 15. 6.

c) Entsprechend den jeweiligen, beiderorts so verschiedenen klimatischen Jahresverhältnissen ist die Zeit zwischen Anfang und Ende der wichtigsten Abschnitte des pflanzlichen Lebens

verhältnismäßig kurz in New-York, dagegen
" lang „ Porto,

da dieselben Pflanzen ihre Entwicklungsgeschwindigkeit prinzipiell anders gestalten je nach der ihnen zur Verfügung stehenden Gesamtzeit (darüber mehr in meiner p. 79 angekündigten, demnächst erscheinenden Arbeit).

α) Der Belaubungsbeginn verspätet sich in New-York verhältnismäßig

um 35 Tage bei *Aesculus Hippocastanum*,
„ 32 „ „ *Betula alba*,
„ 32 „ „ *Quercus pedunculata*,

d. h. im Mittel um 33 Tage.[1])

β) Die Laubverfärbung hat dagegen fast gleichzeitig statt, vielleicht gar noch etwas früher in New-York, infolge der im Herbste sich ergebenden kontinentalen Nachteile. (s. *Aesculus*!).

γ) Der Zeitraum, innerhalb dessen *Aesculus* (die Bäume?!), in Porto und New-York zusammen, sich belaubt, ist also um ein vielfaches

---

[1]) Natürlich können wegen ihrer relativ verschiedenen Empfindlichkeit für verschiedenartiges Klima für diese „vergleichenden Berechnungen" nicht benutzt werden: *Betula* b, *Pirus malus* b, *Fagus* B O; s. später. p. 125.

[1]) *Fagus* B O bleibt unberücksichtigt, da die Pflanze in Portugal erwiesenermaßen nur schlecht gedeiht, also das bezgl. Datum nicht allein von den klimatischen Verhältnissen bestimmt ist (s. Ihne: 32. Ber. d. Oberhess. Ges. f. Nat.- u. Heilkde, p. 100.).

größer als die Zeitepoche, innerhalb deren die Roßkastanie (die Bäume?!), in beiden Städten zusammen, ihr Laub umfärben.

δ) Bezüglich der Dauer des „Blattlebens“, der größten pflanzlichen Aktivität, ist Porto um 38 Tage überlegen, denn es beträgt die Zeit zwischen *Aesculus* B O und L V

in New-York nur 173 Tage,
„ Porto dagegen 211 „ .

ε) Die Zeitdauer der „Winterruhe“ der Vegetation, berechnet durch Subtraktion der Frist zwischen *Aesculus* B O und L V von 365, beträgt

für Porto 154 Tage,
„ New-York 192 „ , d. h. 38 Tage mehr.

B) Auch bei direkter Lage am Meere fehlt also unter Umständen gänzlich und das gesamte Jahr hindurch die sonst so große phänologische (wie klimatische) Einwirkung des Wassers, infolge besonderer lokaler geographischer Verhältnisse.

VII.

A. Über das Verhältnis von (kleinen) Inseln zum Festlande.

B. Der Vergleich: Long Ashton-Middelburg.

(Das Verhältnis größerer Inseln zu kleineren.)

Dieser Teil ist der Behandlung der Phänologie der Inseln gewidmet. Es wird darin das biologische Verhältnis derselben zum Festlande, wie auch das von Insel zu Insel erörtert.

A. Über das Verhältnis von (kleinen) Inseln zum Festlande.

Auf der Ihne'schen Karte des Frühlingseinzuges in Mitteleuropa fällt u. a. sofort die Verspätung des Frühlingsdatums der friesischen Inseln gegen die dichtbenachbarte Festlandsküste in Augen. Selbst die südlichsten der Inseln, Vlieland und Texel, verzögern die Phänomene des „eigentlichen“ Frühlings um 6 Tage auch gegen unmittelbare Seeorte des Kontinents, welche um fast 1° nördlicher gelegen sind.

Nachdem wir bereits zur Genüge die scharfe Empfindlichkeit der Pflanzenentwickelung schon gegen geringste thermische Unterschiedlichkeit erkannt haben, kann uns der Grund nicht mehr verborgen sein:

Es besteht eben ein gewisses Verhältnis von ozeanischer zu kontinentaler Witterung auch wieder zwischen den an der Küste gelegenen Inselorten (kleinen Inseln in ihrer Gesamtheit!) und direkten Seestädten des Festlandes: deshalb, weil jene relativ noch stärker, da allseitig, ozeanischen Einflüssen ausgesetzt sind, und um so verhältnismäßig weniger kontinentale Einwirkungen statthaben, je kleiner die Inseln sind,

In gewissem Umfange fehlen danach also deutliche kontinentale Einflüsse im phänologischen Verhalten selbst in den Orten des Festlandes mit unmittelbarster Seelage niemals gänzlich; selbst dann nicht, wenn infolge der geographischen Lage dieser Städte direkte Seewinde die Regel sind.

Der frühere Vergleich Middelburg-Werden (p. 101) diente ja dazu, das klimatische und physiologische Verhältnis direkter Seeorte zu „seenahen" Städten darzustellen. In unserem jetzigen Zusammenhange wird uns aber klar, daß der gewaltige Vorsprung des Vorfrühlings von Middelburg um 21 Tage zu einem Gutteile auch speciell mit der insularen Lage der Stadt, mit ihrer dadurch ganz besonderen klimatischen Bevorzugung im Winter zusammenhängt.

Entsprechend bei den Färör (p. 90).

B. Der Vergleich: Long Ashton – Middelburg.

(Das Verhältnis großer Inseln zu kleineren.)

Im folgenden ist die eben erwähnte Stadt Middelburg der englischen Stadt Long Ashton bei Bristol gegenübergestellt.

Beide Orte haben dieselbe geographische Breite ($51^1/_2{}^0$ n.). Auch stimmt die allgemeine Lage noch insofern überein, als die westliche Entfernung der 2 Städte vom Meere [bei dem Vorherrschen westlicher Winde in Westeuropa der wesentliche klimatische Faktor] dieselbe ist, nur etwa 5 km beträgt.

Allerdings besitzen die beiderseits hervorragend wirksamen Seewinde nicht genau dieselben Eigenschaften. Betreffs der Temperaturverhältnisse der fraglichen Meeresteile sei auf die Schilderung im V. Kapitel (p. 97, 98, Teil A) verwiesen, die auch für unsere Gegenden Gültigkeit hat.

Wenn lediglich diese westlichen Winde die einzig bestimmende Rolle spielten, müßte die englische Stadt vor der holländischen ständig um den gleichen Betrag biologisch voraus sein.

Resultate:

In Wirklichkeit vergrößert sich indes der phänologische Unterschied zwischen den 2 Orten im Laufe der Vegetationsperiode mehr und mehr: Beträgt die Verspätung Middelburgs gegenüber Long Ashton im Vorfrühlinge 1 Tag, zufolge der ungleichen Temperaturen der für beide Orte gleichwichtigen Seewinde, so verzögert sich der „eigentliche" Frühling schon um 11½ Tage, der Frühsommer um 2 volle Wochen, aber der Hochsommer gar um 4 Wochen:

Aus dem gleichen Grunde, der auch im Vorigen die physiologischen Unterschiede mit sich gebracht hatte; weil nämlich die Größe der Fläche anschließenden Landes biologisch nicht ganz belanglos bleibt auch für echte unter der „Herrschaft" direkter Seewinde stehende Küstenstädte.

Allgemein gesprochen, bedeutet dies aber: Phänologisch verhalten sich endlich auch ein Küstenort einer kleinen Insel und einer

Vegetations-phänomene	Datum im Beobachtungsjahre (für Long Asht.) 1895	1896	Datum im Beobachtungsjahre (für Midd.) 1895	1896	Berechnetes mittleres Datum (für Long Asht. Midd.)	Einzel- u. mittlere Differenzen zw. Long Asht. u. Midd. 1895	1896	mittlere	Mittlere Differenzen der botanischen Jahreszeiten (für Long Asht. berechnet)		Mittlere Daten der botanischen Jahreszeiten (für L. Asht. Midd.)	(für L. Asht. Midd.)
Galanthus b	8. 3.	10. 2.	10. 3.	10. 2.	23. 2.—24. 2.	−2	+0	−1	−1 Tag		**Vorfrühling** 23. 2.—24. 2.	
Ribes rubr. b	14. 4.	20. 4.	19. 4.	6. 4.	17. 4.—12./13. 4.	−5	+14	$+4^1/_2$	$-12^1/_2$ (rund)	$+11^1/_2$ Tage	**Erstfrühling** 14. 4.—26./27. 4.	**„Eigentlicher“ Frühling** 25. 4.—6./7. 5.
„ *gross.* b	9. 4.	—	18. 4.	—	9. 4.—18. 4.	−9	—	−9				
Pirus malus b	26. 4.	—	7. 5.	—	26. 4.—7. 5.	11	—	−11				
Caltha pal. b	4. 4.	—	9. 5.	—	4. 4.—9. 5.	−35	—	−35				
Cytisus lab. b	14. 5.	12. 5.	12. 5.	12. 5.	13. 5.—12. 5.	+2	−0	+1	$10^1/_2$		**Vollfrühling** 7. 5.—17./18. 5.	
Aesculus Hipp. b	3. 5.	—	18. 5.	—	3. 5.—18. 5.	−15	—	−15				
Cydonia vulg. b	3. 5.	8. 5.	24. 5.	22. 5.	5./6. 5.—23. 5.	−21	−14	$-17^1/_2$				
Sambucus n. b	8. 5.	8. 5.	10. 5.	5. 6.	8. 5.—23. 5.	−2	−28	−15	+14 Tage		**Frühsommer** 13. 5.—27. 5.	
Rubus id. b	17. 5.	20. 5.	31. 5.	1. 6.	18. 5.—31. 5.	−14	−12	−13				
Lilium cand. b	1. 6.	6. 6.	6. 7.	1. 7.	3. 6.—3. 7.	−35	−25	−30	$+28^1/_2$ T.		**Hochsommer** 9. 6.—7./8. 7.	
Ribes rubr. f	12. 6.	12. 6.	23. 6.	17. 7.	12. 6.—5. 7.	−11	−35	−23				
Rubus id. f	12. 6.	—	14. 7.	—	12. 6.—14. 7.	−32	—	−32				

größeren Insel zueinander wie 2 Gegenden unter dem Einflusse einer ozeanischen bezw. kontinentalen Witterung.

Erinnern wir uns hier, des Gegensatzes halber, des Vergleiches, in dem die Beziehungen zwischen einer englischen Küstenstadt und einem „seenahen" Orte des Festlandes erörtert wurden (p. 97).

Da hatte sich wohl auch anfangs ein Vorsprung Englands ergeben, aber derselbe wurde im Laufe des Jahres immer kleiner und kleiner; ja zuletzt war da der Kontinent sogar verfrüht.

VIII.

Die Vergleiche: A. Schelle-Amsterdam. B. Schelle-Groningen. C. Baltischport-Pernau.

Daß das phänologische Verhalten eines vom Meere klimatisch beeinflußten Ortes zugleich auch die feineren spezifischen Eigenschaften des betreffenden Gewässers zum Ausdruck bringt, darüber konnten ja bereits manche der früheren Vergleiche, beispielsweise Aberystwich-Amsterdam oder derjenige der Färörinseln keinen Zweifel bestehen lassen. Es sei an dieser Stelle nochmals unter diesem Gesichtspunkt auf jene Vergleiche besonders verwiesen.

Bisher handelte es sich da aber immer nur um das echte, salzige Meer, jetzt gilt zur Ergänzung noch zu prüfen, welchen besonderen biologischen Einfluß eine See mehr oder weniger vom Charakter der Binnengewässer auszuüben imstande ist.

Bekanntlich bestimmt ja neben der geographischen Lage und Umgebung besonders der Salzgehalt einer Lösung deren größeren oder geringeren Grad der Gefrierbarkeit, und sind Eisbildungen wieder für die Wärmeverhältnisse sehr wesentlich, zufolge der ungeheuren Schmelzwärme, die der Tauprozeß beansprucht. So wird in Gegenden, wo das Meerwasser gefriert, demnach also die Temperatur besonders zur Zeit der Schmelze eine relativ sehr beträchtliche Erniedrigung zeigen, und hält natürlich diese Erniedrigung umso länger an, je stärker das Wasser gefroren ist.

Und auch die den Binnensee rings umgebenden Landmassen dürften sich, unsern bisherigen Erfahrungen zufolge, meteorologisch und physiologisch bemerkbar machen.

A. Der Vergleich Schelle—Amsterdam.

Dieser Vergleich soll zunächst den biologischen Einfluß einer nicht ungewöhnlich starken und nicht besonders lange sich erhaltenden Eisdecke vor Augen führen.

Beide Städte liegen bei der gleichen Meereshöhe von 0 m als Küstenorte der Südersee unter gleicher Breite (52½° n.) in einer Entfernung von nur 75 km einander gegenüber.

Jeweilig steht das Klima unter der Einwirkung der vorherrschenden westlichen Winde; aber dieselben bleiben ja bis zu ihrem Auftreffen auf Amsterdam von einem Einflusse seitens der Amsterdam im Osten benachbarten Südersee noch unberührt. Vielmehr die Wasser des Atlantischen Ozeans, der „freien" Nordsee, haben ihnen bis Amsterdam ihre Eigenschaften gegeben. Auf Grund des früheren Vergleiches Amsterdam—Aberystwich (p. 97) vermochte auch bis zu einem gewissen Grade die schmale Landzunge, welche sich zwischen Amsterdam und die Nordsee schiebt, thermisch auf sie einzuwirken.

Demzufolge müssen also die ev. klimatischen und physiologischen Unterschiede zwischen unsern beiden Vergleichsstädten in der Hauptsache auf den Temperaturveränderungen beruhen, welche dieselben westlichen Winde erst gelegentlich ihres Überstreichens über die Südersee erleiden.

Auf der Landkarte erscheint die letztere allerdings schlechthin als ein Meerbusen der Nordsee, aber in Wirklichkeit zeigt sie doch schon gewisse Eigenschaften eines „Binnensees" (was sie ja auch bis zum 15. Jahrhundert, bis zum Durchbruche der damals im Norden vorhandenen Landverbindung infolge starker Fluten, im wahrsten Sinne war).

Wegen ihrer dreiseitigen Begrenzung durch ausgedehnte zusammenhängende Flächen Landes, die ja klimatisch nicht unwirksam bleiben, wegen ihrer geringen Tiefe, die nur selten 3 m übersteigt, und wegen ihres geringen Salzgehaltes (der eine Folge ist sowohl des Zuströmens süßen Flußwassers, z. B. der Iissel und Vecht in Schelles nächster Nähe, wie auch ihrer nur schmalen und seichten Verbindung mit der Nordsee) sind Eisbildungen in geringem Maße zur Winterszeit hier die Regel.

Unsere theoretischen Ableitungen für die 2 Orte finden durch die meteorologischen Beobachtungen ihre Bestätigung: Während Amsterdam in der Nähe der + 2° Januarisotherme liegt, grenzt Schelle nur an die + 1° Wärmekurve an.

Aus denselben Gründen, welche im Winter die klimatische Benachteiligung Schelles gegenüber Amsterdam ergeben, verwischen sich aber andererseits im Laufe der heißen Zeit die thermischen Unterschiede wieder mehr und mehr: Im Juli haben Schelle und Amsterdam eine gleiche Temperatur von 18° C.

Resultate:

1. Infolge der Temperaturerniedrigung, welche die westlichen ozeanischen Winde zur Winterszeit bezw. zur Zeit der Eisschmelze erst gelegentlich des Überstreichens der binnenseeähnlichen Südersee durch die Eisbildungen jener erfahren, hält der Vorfrühling in Schelle erst 13 Tage später seinen Einzug als in Amsterdam.

2. Wegen des binnenseeähnlichen Charakters der Südersee mildern sich andererseits auch die Gegensätze zwischen den zwei Städten später wieder. Schon im eigentlichen Frühling auf nur 4 Tage.

Vegetations-phänomene	Datum im Beobachtungsjahre 1895 (für Amsterdam)	1896 (für Amsterdam)	1897 (für Amsterdam)	1895 (für Schelle)	1896 (für Schelle)	1897 (für Schelle)	Berechnetes mittleres Datum (für Amst. — Schelle)	Einzel- und mittlere Differenzen zwischen Amsterdam und Schelle 1895 (berechnet für Schelle)	1896	1897	Mittel	Mittlere Differenzen der bot. Jahreszeiten (berechnet für Schelle)	Mittlere Daten der bot. Jahreszeiten (für Amst. — Schelle)	Daten f. Amsterdam, früher (p. 99) aus anderen Phänomenen berechnet.
Corylus av. b	18. 3.	20. 2.	1. 2.	26. 3.	27. 2.	5. 2.	22./23. 2.—28. 2./1. 3.	+ 8	+ 7	+ 4	+ 6¹/₃	+ 12²/₃ Tage	Vorfrühling 17/18. 3.—30. 3.	17. 3.
Alnus glut. b	21. 3.	—	20. 1.	6. 4.	—	7. 2.	19. 2.—8. 3.	+ 16	—	+ 18	+ 17			
Tussilago f. b	—	2. 3.	—	—	12. 4.	—	2. 3.—12. 4.	—	+ 41	—	+ 41			
Salix b	20. 4.	—	—	18. 4.	—	—	20. 4.—18. 4.	− 2	—	—	− 2			
Populus b	18. 4.	—	—	19. 4.	—	—	18. 4.—19. 4.	+ 1	—	—	+ 1			
Aescul. Hipp. BO	20. 4.	3. 4.	—	18. 4.	13. 4.	—	11./12. 4.—15./16. 4.	− 2	+ 10	—	+ 4	+ 4 Tage	Erstfrühling 22. 4.—26. 4.	21. 4.
Ribes rubr. b	—	29. 3.	30. 3.	—	25. 4.	30. 4.	29./30. 3.—27./28. 4.	—	+ 27	+ 31	+ 29			
Betula alba BO	—	14. 4.	10. 4.	—	20. 4.	23. 4.	12. 4.—21./22. 4.	—	+ 6	+ 13	+ 9¹/₂			
Pirus com. b	28. 4.	—	—	3. 5.	—	—	28. 4.—3. 5.	+ 5	—	—	+ 5			
Fraxinus exc. b	24. 4.	—	—	25. 4.	—	—	24. 4.—25. 4.	+ 1	—	—	+ 1			
Prunus av. b	27. 4.	23. 4.	27. 4.	29. 4.	25. 4.	24. 4.	25./26. 4.—26. 4.	+ 2	+ 2	− 3	+ ¹/₃			
Fagus silv. BO	2. 5.	1. 5.	30. 4.	24. 4.	26. 4.	25. 4.	1. 5.—25. 4.	− 8	− 5	− 5	− 6			
Quercus ped. BO	6. 5.	3. 5.	—	1. 5.	2. 5.	—	4./5. 5.—1./2. 5.	− 5	− 1	—	− 3			
Fraxinus exc. BO	—	—	2. 5.	—	—	25. 4.	2. 5.—25. 4.	—	—	− 7	− 7			
Betula alba b	—	—	22. 4.	—	—	29. 4.	22. 4.—29. 4.	—	—	+ 7	+ 7			
Aescul. Hipp. b	5. 5.	7. 5.	10. 5.	6. 5.	9. 5.	14. 5.	7./8. 5.—9./10. 5.	+ 1	+ 2	+ 4	+ 2¹/₃	+ 4³/₄ Tage	Vollfrühling 12. 5.—16./17. 5.	11./12. 5.
Syringa vulg. b	10. 5.	8. 5.	6. 5.	11. 5.	16. 5.	18. 5.	8. 5.—15. 5.	+ 1	+ 8	+ 12	+ 7			
Crataegus ox. b	18. 5.	21. 5.	19. 5.	21. 5.	22. 5.	20. 5.	19./20. 5.—21. 5.	+ 3	+ 1	+ 1	+ 1²/₃			
Sorbus auc. b	12. 5.	13. 5.	17. 5.	17. 5.	23. 5.	26. 5.	14. 5.—22. 5.	+ 5	+ 10	+ 9	+ 8			

3. Größere Wassermengen, welche zufolge ihrer Lage, Umgebung und Art ihres Wassers gewisse Eigenschaften eines Binnensees haben, wirken also (in unseren Breiten) im Winter weniger beschleunigend, im Sommer weniger hemmend als „echte“ salzreiche Meere. Ihre phänologische Wirkung nähert sich der des festen Landes.

4. Schon geringe Unterschiede der Eigenschaften des Wassers und der geographischen Lage und Umgebung, schon eine geringe Eisbildung machen sich, diesem Vergleiche zufolge, biologisch deutlich bemerkbar.

B. Der Vergleich Schelle-Groningen.

Zwecks einer allgemeinen Bestätigung dieser letzten Resultate bringe ich die eben behandelte Stadt Schelle auch noch mit Groningen in Vergleich.

Auch da handelt es sich ja prinzipiell um dieselbe unterschiedliche klimatische Wirkung der binnenseeähnlichen Südersee gegenüber der freien, salzigen Nordsee.

Die Temperatur letzterer beträgt auch in Groningens Nähe im Winter meist + 2°; wenn wirklich das Watt gefriert, so ist die Nordseeküste bei Groningen dann jedenfalls doch noch in einem geringerem Maße eisbedeckt als die Südersee.

Wesentlich ist bei dem jetzigen Vergleiche auch noch die ungleiche geographische Breite der zwei Orte:

Daß die geographische Länge Schelles um etwa $^1/_2$° geringer ist, verbleibt ganz ohne praktische Bedeutung (p. 79), aber eben durch seine um 1° südlichere Lage besitzt es jederzeit einen gewissen Vorzug vor der Vergleichsstadt voraus, der bei der Beurteilung der Vergleichsergebnisse gewißlich sehr in's Gewicht fallen muß, und nach Ihne mit 4,2 Tagen zu bewerten ist (p. 79)

Resultate:

Die allgemeinen Ergebnisse 3 und 4 des vorigen Vergleichs werden durchaus bestätigt:

1. denn unter dem Einflusse der Südersee erscheinen die Pflanzen des Vorfrühlings in Schelle im Durchschnitte $1^1/_2$ Wochen später als in Groningen unter dem Einfluß direkter ozeanischer Winde, obschon die letztere Stadt durch ihre nördlichere Lage benachteiligt ist.

2. Es wirken auch jene Temperaturverhältnisse des Winters noch eine längere Zeit nach: Zwar überholt ja Schelle bereits im eigentlichen Frühlinge die Vergleichsstadt; aber zunächst nur um 1 Tag im Erstfrühling, um $1^1/_2$ Tag im Vorfrühling. Selbst im Frühsommer steigert sich der gewonnene Vorsprung nur auf $3^1/_2$ Tage, d. h. noch immer nicht auf den Zeitbetrag, der Schelle auf Grund seiner südlicheren Lage theoretisch zukommt.

Phänomene	1895	1896	1897	1898	1895	1896	1897	1898	mittleres Datum	zwischen Groningen u. Schelle					Differ.	Daten d. bot. Jahreszeit	Daten für Schelle, früher (p. 116) aus anderen Phänomenen berechnet.
	für Groningen				für Schelle				f. Gron. f. Schelle	berechnet für Schelle						Gron. Schelle	
Corylus av. b	27. 3.	16. 2.	27. 2.	21. 1.	26. 3.	7. 3.	27. 2.	5. 2.	22. 2.—2. 3.	−1	+19	+0	+15	+8 1/4	−9 Tage	**Vorfrühling** 14. 3.— 23. 3.	30. 3.
Alnus glut. b	—	15. 3.	8. 3.	26. 1.	—	10. 3.	13. 3.	7. 2.	25. 2.—1. 3.	+	−5	+5	+12	+4			
Galanthus n. b	—	—	26. 2.	—	—	—	1. 3.	—	26. 2.—1. 3.	+	—	+3	—	+3			
Ulmus b	—	24. 3.	—	—	—	12. 4.	—	—	24. 3.—12. 3.	+	+19	—	—	+19			
Ranunc. b	—	29. 3.	29. 3.	13. 3.	—	9. 4.	3. 4.	7. 4.	24. 3.—6. 4.	+	+11	+5	+25	+13 2/3			
Anemone n. b	—	29. 3.	—	—	—	8. 4.	—	—	29. 3.—8. 4.	+	+19	—	—	+19			
Salix b	—	6. 4.	6. 4.	22. 3.	—	27. 3.	10. 4.	17. 4.	1. 4.—8. 4.	+	−10	+4	+26	+6 2/3			
Ribes gross. b	—	9. 4.	—	13. 4.	—	19. 4.	—	23. 4.	11. 4.—21. 4.	—	+10	—	+10	+10			
Aescul. Hipp. BO	18. 4.	10. 4.	15. 4.	17. 4.	18. 4.	12. 4.	13. 4.	14. 4.	15. 4.—14. 4.	0	+2	−2	−3	−3/4			
Betula alba BO	22. 4.	12. 4.	18. 4.	15. 4.	22. 4.	19. 4.	20. 4.	23. 4.	17. 4.—21. 4.	+0	+7	+2	+8	+4 1/4			
Caltha pal. b	—	13. 4.	21. 4.	17. 4.	—	20. 4.	17. 4.	12. 4.	17. 4.—16. 4.	—	+7	−4	−5	−2/3			
Betula alba b	—	20. 4.	25. 4.	10. 4.	—	20. 4.	24. 4.	29. 4.	18. 4.—24. 4.	—	+0	−1	+19	+6			
Ribes rubr. b	27. 4.	19. 4.	22. 4.	17. 4.	26. 4.	23. 4.	25. 4.	30. 4.	21. 4.—26. 4.	−1	+4	+3	+13	+4 4/5	−1 Tag (rund)	**Erstfrühling** 26. 4.— 25. 4.	26. 4.
Fagus silv. BO	24. 4.	29. 4.	28. 4.	27. 4.	24. 4.	2. 5.	26. 4.	25. 4.	27. 4.—27. 4.	+0	+3	−2	−2	−1/4			
Fraxinus exc. b	—	28. 4.	—	—	—	23. 4.	—	—	28. 4.—23. 4.	—	−5	—	—	−5			
Cardamine b	—	28. 4.	29. 4.	29. 4.	—	19. 4.	24. 4.	20. 4.	29. 4.—21. 4.	—	−9	−5	−9	−7 2/3			
Prunus spi b.	1. 5	29. 4.	28. 4.	28. 4.	1. 5.	26. 4.	28. 4.	29. 4.	29. 4.—28./29. 4.	+0	−3	+0	−1	−1/2			
Pirus comm. b	4. 5.	4. 5.	3. 5.	1. 5.	3. 5.	27. 4.	28. 4.	27. 4.	3. 5.—29. 4.	−1	−7	−5	−4	−4 1/4			
Quercus ped. BO	1. 5.	7. 5.	5. 5.	8. 5.	1. 5.	4. 5.	2. 5.	7. 5.	5. 5.—3./4. 5.	+0	−3	−3	−1	−1 3/4			
Fraxinus exc. BO	—	11. 5.	—	13. 5.	—	15. 5.	—	25. 4.	12. 5.—5. 5.	—	+4	—	−18	−7			
Pirus malus b	12. 5.	10. 5.	16. 5.	15. 5.	9. 5.	12. 5.	10. 5.	11. 5.	13. 5.—10./11. 5.	−3	+2	−6	−4	−2 3/4			
Prunus Padus b	10. 5.	14. 5.	15. 5.	14. 5.	3. 5.	26. 4.	28. 4.	4. 5.	13. 5.—30. 4.	−7	−18	−17	−10	−13			
Aescul. Hipp. b	9. 5.	11. 5.	18. 5.	13. 5.	6. 5.	8. 5.	9. 5.	14. 5.	13. 5—9./10. 5.	−3	−3	−9	+1	−3 1/2	−1 1/2 Tag (rund)	**Vollfrühling** 18. 5.— 16./17. 5.	16./17. 5.
Chelid. maj. b	—	7. 5.	19. 5.	17. 5.	—	11. 5.	9. 5.	15. 5.	14./15.5.—12. 5.	—	+4	−10	−2	−2 2/3			
Quercus ped. W	12. 5.	17. 5.	—	—	10. 5.	17. 5.	—	—	14./15.5.-13./14.5.	−2	+0	—	—	−1			
Syringa vulg. b	13. 5.	16. 5.	22. 5.	21. 5.	11. 5.	10. 5.	16. 5.	18. 5.	18. 5.—14. 5.	−2	−6	−6	−3	−4 1/4			
Sorbus aucup. b	14. 5.	21. 5.	19. 5.	22. 5.	17. 5.	18. 5.	23. 5.	26. 5.	19. 5.—21. 5.	+3	−3	+4	+4	+2			
Crataegus ox. b	21. 5.	14. 5.	26. 5.	28. 5.	22. 5.	20. 5.	22. 5.	20. 5.	22./23. 5.—21. 5.	+0	+6	−4	−8	−1 1/2			
Cytisus lab. b	23. 5.	24. 5.	24. 5.	24. 5.	25. 5.	19. 5.	24. 5.	26. 5.	24. 5—23./24. 5.	+2	−5	+0	+2	−1/4			
Rubus id. b	2. 6.	31. 5.	2. 6.	—	28. 5.	1. 6.	31. 5.	—	1. 6.—30. 5.	−5	+1	−2	—	−2	−3 1/2 Tag	**Frühsommer** 7. 6.— 3./4. 6.	—
Secale cer b	30. 5.	29. 5.	2. 6.	7. 6.	1. 6.	28. 5.	2. 6.	28. 5.	1./2. 6.—30. 5.	+2	−1	+0	−10	−2 1/4			
Philadelph cor. b	—	4. 6.	1. 6.	6. 6.	—	2. 6.	1. 6.	10. 6.	3./4. 6—4. 6.	—	−2	+0	+4	+2/3			
Symphoric. rac. b	11. 6.	12. 6.	9. 6.	—	6. 6.	7. 6.	9. 6.	—	10./11.6.—7./8. 6.	−5	−5	+0	—	−3 1/3			
Sambucus rac. b	11. 6.	11. 6.	—	—	8. 6.	2. 6.	—	—	11. 6.—5. 6.	−3	−9	—	—	−6			
Robinia pseud. b	—	14. 6.	—	—	—	6. 6.	—	—	14. 6.—6. 6.	—	−8	—	—	−8			
Rubus id. f	10. 7.	30. 6.	3. 7.	—	7. 7.	5. 7.	2. 7.	—	4./5. 7.—5. 7.	−3	+5	−1	—	+1/3	−10 Tage (rund)	**Hochsommer** 25. 7.— 15. 7.	—
Ribes rubr. f	30. 6.	12. 7.	—	—	28. 6.	1. 7.	—	—	6. 7—29./30. 6.	−2	−11	—	—	−6 1/2			
Secale cer. E	18. 7.	17. 7.	15. 7.	27. 7.	25. 7.	20. 7.	19. 7.	25. 7.	19. 7.—22. 7.	+7	+3	+4	−2	+3			
Sambuc. rac. f	8. 9.	—	—	—	2. 8.	—	—	—	8. 9.—2. 8.	−37	—	—	—	−37			

3. Erst im Hochsommer verfrüht sich Schelle um 10 Tage, infolge der jetzt andersartigen Wirkung des „Binnensees", und zugleich noch unter Mitwirkung der südlicheren geographischen Breite.

C. Der Vergleich: Baltischport—Pernau.

Der Vergleich ist geeignet, uns den biologischen Einfluß sehr starker und sehr lange sich erhaltender Eisbildungen, die physiologische Bedeutung eines Meeres von ausgesprochenen Binnensee-eigenschaften (in höheren Breiten) absolut und relativ zu zeigen.

Baltischport liegt von Pernau um nicht einmal 1 ganzen Gr.. polwärts entfernt (59.18 bezw. 58.23 n. Br.). Direkte Lage an der Ostsee, geringe Meereshöhe, nächste Nähe desselben Längengrades ($24^1/_2{}^0$ ö. Gr.) sind den 2 Orten gemein.

Wenn es also lediglich auf den Unterschied bezüglich der geographischen Breite ankommen würde, könnten große phänologische Unterschiede zwischen den 2 Orten nie bestehen (s. Einleitung, p. 79).

Aber es muß doch mit solchen stark gerechnet werden:

Und zwar müssen, nach der Theorie, solche in unserem jetzigen Falle in stärkstem Maße zur Sommers- und Herbstzeit sich äußern, wennschon ein ungleiches biologisches Verhalten der 2 Städte allerdings auch noch im Winter und Frühling zu vermuten gilt.

Im Prinzip stimmt ja wohl das Klima in jener gesamten Gegend überein, ist infolge des Binnenmeercharakters der Ostsee und der Ausgedehntheit der benachbarten Landflächen überall das „osteuropäisch-kontinentale", mit gemäßigten, aber nur kurzen Sommern und kalten langen Wintern.

Es verläuft auch speziell dieselbe Januarisotherme von — 5⁰, sich schroff von Norden nach Süden senkend, in der nächsten Nähe der 2 Orte, es ist also der Winter in keinem der Orte absolut kälter. Aber es hat ja nicht allein der Grad, sondern auch die Dauer von Kälte oder Wärme auf die Entwickelung der Pflanzenwelt einen bestimmenden Einfluß.

Und unter einem solchen Gesichtspunkt ist nun Pernau, infolge seiner Lage, entschieden bevorzugt.

Denn es gefriert der Finnische Meerbusen in seiner Gesamtheit nicht nur bereits eine längere Zeit vor dem Rigaer Busen zu, sondern die bedeckenden Eisschichten besitzen auch bedeutendere Stärke und tauen weit später wieder auf: Nicht so sehr wegen des nur geringen Salzgehaltes und der Unbeweglichkeit seiner Gewässer, — auch dem Rigaer Busen fehlt ja infolge geringer Tiefe und zahlreicher Sandbänke, Felsen und Schären ein Eintritt von Ebbe und Flut seines ebenfalls wenig salzigen Wassers — als vor allem infolge der östlicheren Lage und Ausdehnung des Finnischen Busens, infolge seiner schmalen, langen Einkeilung in gewaltige, zusammenhängende Landmassen, sodaß er auch von den Januarisothermen von — 6⁰ bis incl. — 10⁰ geschnitten wird.

Deshalb ist Pernau noch 230 Tage im Jahre völlig eisfrei und führt dagegen der östliche Finnische Busen sogar bis zu 6 Monaten Eis:

Und natürlich steht so Baltischport, obgleich nur am „Eingange“ des Finnischen Busens gelegen, doch auch schon unter einem gewissen Einflusse dieser Eisverhältnisse. Denn es wird der Stadt schon durch die Nachbarschaft unablässig, bis weit in das Jahr hinein, ein Teil ihrer Luftwärme entzogen — durch das Ausgleichsbestreben ihrer Temperatur mit den östlichen kälteren Gegenden, — wenn dort gelegentlich des lange währenden Schmelzprozesses besonders beträchtliche Wärmemengen lange unvermindert beansprucht werden.

Unterdeß vermochte sich aber andererseits in Pernau dank seiner anderen Umgebung bereits allmählich eine größere Wärmewirkung geltend zu machen.

Im Juli wird so Baltischport von der + 16° Isotherme geschnitten, dagegen liegt Pernau zwischen der 17° und 18° Wärmekurve, die im Gegensatze zur Januarisotherme von SW nach NO zu gerichtet ist:

Bei der Kürze der „Sommerszeit“ in jenen Gegenden bedeutet aber jede noch so geringe Verspätung des Eintritts höherer Temperaturgrade und jeder an sich noch so geringe negative Unterschied der hier besonders wesentlichen „Sommerwärme“ ganz ungleich mehr als in unseren Landen: Eine unverhältnismäßig starke Verspätung des „botanischen Herbstes“, des Reifens der Früchte; da ja infolge des baldigen Wiederbeginnes kälterer Epochen die ansehnlichen, zur Fruchtreife unerläßlichen Wärmesummen natürlich erst sehr geraume Zeit später erreicht werden, falls sie „rechtzeitig“, d. h. bis zum Ende der „heißen“ Zeit, infolge besonderer Verhältnisse im wesentlichen nicht hatten erreicht werden können.

In der Übersicht sind sämtliche Daten der phänologischen Beobachtungen zugrundegelegt, die in den 2 Städten für dieselben Arten in denselben 2 Jahren 1883 und 1884 gemacht wurden:

Resultate:

1. Nicht immer bedingt selbst die unmittelbare Lage einer Stadt am Wasser einen phänologischen Vorteil, wie wir ihn in den früheren Kapiteln kennen lernten. Vielmehr bewirken Binnenseen höherer Breiten durch ihre starke und lange sich erhaltende Eisdecke sogar eine sehr beträchtliche biologische Verspätung in den ersten Monaten, nicht nur, sondern besonders auch späterhin. (Vergl. die Daten der Jahreszeiten dieses Vergleichs, z. B. mit denen der noch nördlicheren Färör! p. 90.)

Auch ist die Zeit zwischen B O und L V bedeutend kürzer als in Orten mit einer Lage an einem im Winter „warmen“, salzigen, „freien“ Meere (als z. B. in Porto; vgl. p. 106).

Vegetations-phänomene	Datum im Beobachtungsjahre 1883	1884	1883	1884	Berechnetes mittleres Datum		Einzel- u. mittlere Differenzen zwischen Pernau u. Baltischp.			Mittlere Differenzen der botan. Jahreszeiten	Mittlere Daten der botan. Jahreszeiten
Ribes rubrum b	14. 5.	5. 5.	2. 6.	5. 6.	9. 5.	3. 6.	− 19	− 31	− 25		
Betula alba BO	12. 5.	14. 5.	29. 5.	31. 5.	13. 5.	30. 5.	− 17	− 17	− 17	− 21 Tage	**Erstfrühling**
Prunus Padus b	17. 5.	15. 5.	2. 6.	6. 6.	16. 5.	4. 6.	− 16	− 22	− 19		14. 5.—4. 6.
Pirus malus b	16. 5.	22. 5.	9. 6.	15. 6.	19. 5.	12. 6.	− 24	− 24	− 24		
Aesculus Hippoc. b	20. 5.	20. 5.	9. 6.	19. 6.	20. 5.	14. 6.	− 20	− 30	− 25		
Lonicera tart. b	25. 5.	18. 5.	12. 6.	19. 6.	21. 5.	15. 6.	− 18	− 32	− 25	− 24 Tage	**Vollfrühling**
Syringa vulg. b	22. 5.	27. 5.	12. 6.	19. 6.	24. 5.	15. 6.	− 21	− 23	− 22		22. 5.—15. 6.
Sorbus aucup. b	24. 5.	24. 5.	12. 6.	25. 6.	24. 5.	18. 6.	− 19	− 32	− 25½		**Frühsommer**
Sambucus n. b	—	6. 6.	—	4. 7.	6. 6.	4. 7.	—	− 28	− 28	− 28 Tage	6. 6.—4. 7.
Lonicera tart. f	5. 7.	7. 7.	3. 8.	7. 8.	6. 7.	5. 8.	− 29	− 31	− 30		
Ribes rubrum f	6. 7.	17. 7.	3. 8.	5. 8.	11. 7.	4. 8.	− 28	− 19	− 23½		**Hochsommer**
Secale cereale E	—	30. 7.	—	11. 8.	30. 7.	11. 8.	—	− 12	− 12	− 33 Tage	27. 7.—29. 8.
Sorbus aucup. f	22. 7.	9. 8.	25. 9.	30. 9.	31. 7.	27. 9.	− 65	− 52	− 58½		
Sambucus n. f	—	27. 8.	—	5. 10.	27. 8.	5. 10.	—	− 39	− 39		**Spätherbst**
Aesculus Hipp. LV	5. 9.	—	26. 10.	—	5. 9.	26. 10.	− 51	—	− 51	− 39 Tage	8. 9.—17. 10.
Betula alba LV	11. 9.	—	8. 10.	—	11. 9.	8. 10.	− 27	—	− 27		**Frühherbst**
Aesculus Hipp. f	20. 9.	21. 9.	26. 10.	26. 10.	20. 9.	26. 10.	− 36	− 35	− 35½	− 36 Tage	20. 9.—26. 10.
	für Pernau		**für Baltischport**		**für Pernau**	**für Balt.**	**berechnet für Pernau**				**für Pernau Baltisch.**

Und es tritt zufolge der Kürze der Vegetationsperiode dann eigenartigerweise, aber durchaus begreiflich, die Fruchtreife nicht vor der L V ein, d. h. es geht der botanische „Herbst“ dem „Frühherbst“ ev. sogar noch voran, indem der Reifungsprozeß die auch bei uns übliche Zeitdauer beansprucht.

2. Trotz der an sich ganz erheblichen Verzögerung, welcher Orte solcher Lage allgemein unterworfen sind, ist aber die phänologische Methode doch empfindlich genug, um immer noch bezügliche relative, graduelle klimatische Unterschiede klar und eindeutig zum Ausdrucke zu bringen.

3. Da Baltischport durch die östliche Nachbarschaft der besonders mächtigen, sehr früh erscheinenden und erst sehr spät auftauenden Eismassen des finnischen Busens klimatisch stark in Mitleidenschaft gezogen ist, hat es nämlich einen um 3 Wochen späteren Beginn des Erstfrühlings als Pernau, welches zufolge seiner östlichen Angrenzung an Landmassen Wärmeverlusten beim Auftauungsprozeß des Eises nur kürzere Zeit ausgesetzt ist.

4. Und indem so der Vegetation in Baltischport dann immer noch beträchtliche Wärmemengen durch den Schmelzprozeß entgehen, während in Pernau infolge seiner günstigeren Umgebung (und etwas südlicheren Lage) bereits immer höhere Wärmegrade erreicht werden, steigern sich die Unterschiede der Eintrittszeiten derselben botanischen Jahreszeiten mehr und mehr: Im Vorfrühling auf 3½, im Frühsommer auf 4 Wochen und im Hochsommer gar auf fast 5 Wochen.

5. Da der fehlende Rest der unbedingt nötigen Wärmesumme für die späteren Vegetationsphänomene in Baltischport erst in einer unverhältnismäßig längeren Zeitperiode ergänzt ist, weil hier die „Restergänzung“ bei einer schon allmählich wieder sinkenden Temperatur zu bewerkstelligen ist, wächst der Vorsprung Pernaus im Frühherbste vollends auf 36 Tage und im Herbste auf 39 Tage.

6. Der Belaubungsbeginn von Betula alba fällt in Pernau auf den 13. V., in Baltischport auf den 30. V., d. h., das Blattleben kann in Pernau um 2½ Wochen eher beginnen.

7. Die Laubverfärbung von Betula und Aesculus Hippocastanum setzte ein in Pernau am 11. IX., bezw. am 5. IX., in Baltischport am 8. X., bezw. am 26. X., d. h. in Pernau hat die assimilatorische Tätigkeit schon um 27, bezw. 51 Tage eher ihren Zweck erfüllt.

8. Die Zeit zwischen B O und L V ist demzufolge, gemäß der Benachteiligung Baltischports bezüglich der mittleren Jahrestemperatur, hier 10 Tage länger:

Die Blattätigkeit erreicht hier erst in 131 Tagen dasselbe, was in dem klimatisch etwas günstigeren Pernau schon in 121 Tagen geleistet wird.

9. Es ist also die Zeit der „Winterruhe“ in Baltischport umgekehrt 10 Tage kürzer und beträgt nur (!) 234 Tage gegen 244 in Pernau: Zwecks notwendiger bestmöglicher Ausnützung der besonders ungünstigen Wärmeverhältnisse Baltischports.

10. Wegen der ungünstigeren Wärmeverhältnisse beansprucht auch der Reifungsprozeß der Früchte, die Entwickelung von b zu f, in Baltischport eine längere Zeitdauer, wie folgende Zahlen zeigen.

Tage zw. b u. f bei:	*Ribes rubr.*	*Aescul. Hipp.*	*Lonicera t.*	*Sorbus auc.*	*Sambuc. n.*
in Pernau	63	123	46	68	82
in Baltischport	62	134	51	101	93
d. h. mehr f. Baltischport	— 1	+ 11	+ 5	+ 33	+ 11

Anmerkung:

Auf den phänologischen Einfluß des Schmelzens reichlicher Eismassen in Finnland, sowohl am Ufer des Ladoga-Sees wie an den Küsten der Ostsee, ist schon von Ihne aufmerksam gemacht worden (Phänol. Karte v. Finnland, Meteor. Ztschr. 1890). Aber es wird da nur von der Wirkung auf einige Pflanzen des Erst- und Vollfrühlings gesprochen. (*Ribes rubr.*, *Prunus Pad.*, *Syringa vulg.*, *Sorbus auc.*). Ein vollständiges Bild lieferten uns somit jene Darstellungen nicht.

IX.

Der Sondereinfluss des Meeres auf manche Spezies.

Wir haben bislang immer nur auf die Daten der ganzen botanischen Jahreszeiten den Hauptwert gelegt, dem speziellen Verhalten der Einzelphänomene unter der Einwirkung anderen Klimas aber noch keine nähere Aufmerksamkeit zuteil werden lassen.

Allerdings charakterisieren uns ja schon jene mittleren Eintrittstermine der Vegetationsjahreszeiten im allgemeinen auch die Eintrittszeiten der einzelnen Phasen, insofern doch jede Jahreszeit aus den Einzeldaten ihrer Phänomene berechnet wird, und je die derselben Jahreszeit zugehörigen Phänomene nicht nur schlechthin ein unter sich gleichartiges, bestimmtes biologisches Sonderverhalten offenbaren, sondern insbesondere auch gleichzeitig bzw. innerhalb eines recht beschränkten Zeitraumes, dicht hintereinander, zu erscheinen pflegen.

Immerhin fallen doch einige Spezies unter dem Einflusse anderer Witterungsverhältnisse mehr oder weniger erheblich aus dem Rahmen der Allgemeinheit heraus.

Leicht stellen wir solche Abweichungen fest, wenn wir die Tabellen unserer Arbeit nochmals übersehen unter dem Gesichtspunkte, ob in allen Orten die gesamte zeitliche Aufeinanderfolge aller Phasen des ganzen Jahres die gleiche ist.

Freilich müssen wir uns bei diesem Vergleiche von vornherein dessen klar bewußt sein, daß die in Mitteleuropa normale Sukzession der Phasen auch in Mitteleuropa überall einmal gewissen Änderungen unterworfen sein kann und auch wirklich unterworfen ist, nur aus Gründen, über die uns Rahn belehrte (21. Ber. d. Oberhess. Gesellsch. f. Nat.- u. Heilkde. 1882. S. 113) und die mit der Sonderwitterung eines einzelnen Jahres zusammenhängen. Auch auf Beobachtungsfehlern mögen manche Unterschiedlichkeiten der Reihenfolge der Arten beruhen.

Es kann sich natürlich für uns jetzt nur um solche Inversionen handeln, welche schroff sind und konstant in die Erscheinung treten, in allen Fällen einer bestimmten Witterung.

Entschieden ist da zunächst einmal *Prunus Spinosa* für den beschleunigenden Einfluß des Seeklimas sehr empfänglich: dies zeigt sich deutlich bei dem Vergleich Aberystwich—Amsterdam (p. 97). In Gießen, Langenau, Nürnberg, Neubrandenburg z. B., d. h. in Orten, wo kontinentale Einflüsse doch bereits in einem erheblichen Maße zur Geltung kommen, fällt die Blühzeit der Art 10 Tage nach dem Belaubungsbeginn von *Aesculus Hippocastanum* (Biologen-Kalender v. Schmidt u. Thesing. 1914. S. 17), in England (Aberystwich) dagegen um 30 Tage vorher. Auch in der Vergleichstadt Amsterdam, wo ozeanische Witterungseinflüsse zufolge der Nähe der Nordsee ebenfalls vorherrschend sind, hat die Schlehe vor der Roßkastanie einen Vorsprung, gemäß der weit geringeren Stärke des Seeklimas indes nur um 5 Tage.

Schon Hoffmann hatte auf diese Pflanze unter unserm jetzigen Gesichtspunkt aufmerksam gemacht. (Bot. Jahrb. VII. 1885), und auch Ihne bestätigt ihr geschildertes Verhalten. (Peterm. Geogr. Mitt. 1916, S. 81.)

Auf Grund der Vergleiche Färör—Grebenhain (p. 94) und Färör—Annarode (p. 94) verfrüht sich auch die Blühzeit von *Crataegus oxyacantha* in Orten mit einem typischen Seeklima um einen ganz unverhältnismäßigen Zeitbetrag.

Ebenfalls den Rosales zugehörig, hat *Rubus idaeus* auf den Färör einen Blühtermin, der die Spezies weit von denjenigen Arten entfernt, welche bei uns gleichzeitig zur Blüte gelangen, und zusammen die Phasen des Frühsommers bilden. Aus den Daten der Jahre 1898—99 berechnet sich für die Pflanze als Mittel schon der 3. Mai, d. h. ein Zeitpunkt, der auf den Färör noch vor den Phänomenen des Vollfrühlings liegt. *Sambucus nigra* b, bekanntlich ein anderes Phänomen des Frühsommers, hat dagegen hier das Datum 13. VII. Die Fruchtbildung von *Rubus* findet allerdings trotzdem spät statt, am 17. VIII. (vergl. die bezgl.: „Ber. d. Oberhess. Gesellsch. f. Nat.- u. Heilkde.“.)

Eine relativ ungewöhnlich starke Verfrühung unter dem Einflusse des Seeklimas zeigt auch *Ribes rubrum*, bei den Vergleichen Färör—Grebenhain (p. 94), Färör — Ulfshuus (p. 94), Amster-

dam—Schelle (p. 114), Middelburg—Long Ashton (p. 112). Eine Verspätung der Blühzeit in dem von der See stärker beeinflußten Orte, die sich nur bei dem Vergleiche Aberystwich—Amsterdam (p. 97) zeigt, dürfte sich aus der früher beschriebenen Art der englischen phänologischen Beobachtung erklären, welche dieselben Individuen alle Jahre wieder berücksichtigt (p. 83).

Andererseits fehlt es aber auch nicht an Beispielen dafür, daß gewisse Arten unterkontinentalen Witterungsverhältnissen besser gedeihen.

So ist ja zwar, an sich betrachtet, auch das Datum der Belaubung von *Fagus silvatica,* und das der ersten Blüte von *Pirus malus* in Porto ein früheres als in New-York, aber es fallen die genannten Phänomene aus ihrer Gruppe durch die verhältnismäßig nur sehr geringe Stärke ihres Vorsprunges in ganz auffallender Weise heraus. Und im Hinblick auf die so gewaltigen thermischen Unterschiedlichkeiten, welche bis zu diesen Phänomenen zwischen den 2 Orten bestehen, ist ihr so geringer Vorsprung nur ein absoluter und bedeutet wirklich keine relative Begünstigung!

Daß lediglich die spezifische Konstitution des Protoplasmas der einzelnen Art für den größeren oder geringeren Grad der Empfindlichkeit der Pflanzen gegen ein andersartiges Klima, insbesondere auch gegen verschiedene Wärmegrade maßgeblich ist, und daß nicht schlechthin etwa der Verwandtschaftsgrad das physiologische Verhalten bestimmt, finden wir bestätigt nicht allein dadurch, daß *Pirus malus* im Verhalten von allen jenen oben erwähnten Vertretern der *Rosales* abweicht, sondern auch von dem ihm sehr verwandten *Pirus communis.*

Letztere Spezies verfrüht nämlich die Blüte unter der Einwirkung des warmen Seeklimas Portos gegenüber der kontinentalen Witterung New-Yorks um den 5-fachen Blühzeitunterschied, welchen *Pirus malus* im entsprechenden Falle aufweist: Während die Blütezeiten der 2 Arten bei uns sehr nahe zusammenliegen und in New-York gemeinsam auf denselben 30. IV. fallen, öffnet der Birnbaum seine 1. Blüte in Porto schon am 13. III., der Apfelbaum eben dort dagegen erst am 20. IV.

Es ließen sich noch manche weitere Beispiele für den Sondereinfluß des Meeres auf gewisse Arten aufzählen!

X.

Allgemeine Zusammenfassung der Resultate.

Vorliegende Arbeit unterrichtete uns über:

1.) Die allgemeine Art des phänologischen Einflusses des Meeres:

a) Die Art der Einwirkung des Meeres im allgemeinen.

b) Die Art der Einwirkung eines „warmen", „freien", salzreichen Meeres.

c) Die Art der Einwirkung eines „binnenseeähnlichen" Meeres mit schwacher Eisbildung im Winter.

d) Die Art der Einwirkung eines Meeres (höherer Breiten) mit starker, lange sich erhaltender Eisdecke.

2.) **Die allgemeinen Bedingungen für den Grad des phänologischen Einflusses eines Meeres.**

a) Die bezgl. Bedeutung der Entfernung des Ortes vom Meere.

b) Die bezgl. Bedeutung der relativen Lage des Ortes zu einem anderen nahen Meere.

c) Die bezgl. Bedeutung der Größe des „Hinterlandes" des Ortes.

α) bei Einwirkung von Landwinden.

β) bei Einwirkung von Seewinden.

d) Die bezgl. Bedeutung der Empfindlichkeit der Pflanzen gegen Seeklima.

3.) **Den besonderen Einfluß speciell eines freien salzreichen, warmen Meeres auf das gegenseitige phänologische Verhältnis von:**

a) Orten verschiedener geographischer Länge.

b) Orten verschiedener geographischer Breite.

c) Orten verschiedener Meereshöhe.

4.) **Den besonderen Einfluß der thermischen Verschiedenartigkeit mehrerer Meere auf das gegenseitige phänologische Verhältnis von:**

a) Orten verschiedener geographischer Länge.

b) Orten verschiedener geographischer Breite.

c) Orten verschiedener Meereshöhe.

1, a) Die Art des phänologischen Einflusses des Meeres richtet sich nach den spezifischen Eigenschaften des betreffenden Gewässers: Schon geringe Unterschiede dieser Sondereigenschaften spiegeln sich in dem physiologischen Verhalten wieder (s. bes. d. Vergleich: Schelle—Groningen, p. 117; auch: Schelle—Amsterdam, p. 114). Unter Umständen zeigen mehrere Gewässer untereinander wie gegenüber dem Lande gewisse prinzipielle Verschiedenartigkeiten ihrer biologischen Einwirkungen; z. B.:

1, b.) Ein „warmes", „freies", salzreiches Meer wirkt im Vergleiche zu Land, entsprechend den verschiedenen Wärmekapazitäten, im Anfange des Jahres auf die Eintrittszeit der einzelnen Phänomene und botanischen Jahreszeiten schlechthin verfrühend, späterhin dagegen verzögernd. Insbesondere belauben sich unter dem Einflusse eines solchen Meeres die Holzpflanzen schon zu einem früheren Termine als in Orten mit kontinentaler Witterung. Andrerseits findet die Laubverfärbung, zufolge der größeren Gleichmäßigkeit des „Seeklimas" meist später statt als in Gegenden mit Festlandswitterung. Auch weil die Pflanzen

ihre Entwicklungsgeschwindigkeit anders gestalten können je nach der ihnen zur Verfügung stehenden Gesamtzeit, erstreckt sich das „Blattleben“, d. h. die Zeit der größten pflanzlichen Aktivität, in immer warmen Seeorten unter Umständen auf eine viel größere Zeitperiode als im Falle kontinentaler Witterungsverhältnisse. Die Dauer der („äußeren“, scheinbaren) „Winterruhe“ der Vegetation ist unter der Einwirkung solcher Meere andrerseits relativ kürzer (s. bes. d. Vergleich: Porto—New-York, p. 106).

1, c.) Seen, die zufolge ihrer Lage und der Art ihres Wassers „Binnengewässern“ (unserer Breiten) mehr oder weniger ähneln, im Winter eine schwache Eisdecke tragen, sind zur Tauzeit, infolge der ungewöhnlich hohen Schmelzwärme des Eises, für die Vegetationsentwickelung verhältnismäßig weniger förderlich als die eben beschriebenen „echten“, „warmen“ Meere; andererseits aber im Sommer, unter dem Einflusse der anderen spezifischen Wärme ihres Wassers wie wegen der sie umgebenden Landmassen, auch wieder weniger hemmend. Ihre phänologische Wirkung nähert sich der des Landes. (s. bes. d. Vergl.: Schelle—Amsterdam, p. 114, und Schelle—Groningen, p. 117).

1, d.) Durch Meere (höherer Breiten), welche lange Zeit hindurch starke Eisbildung haben, kommt eine sehr beträchtliche Verspätung nicht nur der ersten, sondern besonders auch der späteren Phasen zustande. Die Zeit zwischen Beginn der Belaubung und Laubverfärbung ist bedeutend kürzer als in Orten an einem im Winter warmen Meere. Bei der Kürze der warmen Periode tritt die Fruchtreife nicht vor der Laubverfärbung ein, d. h. es geht der botanische „Herbst“ dem „Frühherbst“ in manchen Fällen sogar noch voran: Indem der Reifungsprozeß der Früchte die auch bei uns übliche Zeitdauer beansprucht (s. d. Vergleich: Baltischport—Pernau p. 119; vergl. d. bezgl. Daten z. B. von Gießen, Frankfurt, p. 87).

2, a.) Für den Grad des phänologischen Einflusses eines Meeres ist einmal die Entfernung des Ortes von dem betr. Meere sehr maßgeblich. Es hat der Satz, daß die biologische Einwirkung eines Meeres mit wachsender Seenähe immer stärker wird, mit strengster mathematischer Gesetzmäßigkeit auch noch innerhalb der Gebiete Gültigkeit, wo absolut betrachtet überall „Seeklima“ herrscht.

So ergibt sich, im Einklange mit den wirklichen klimatischen Verhältnissen, das Verhältnis von kontinentaler zu ozeanischer Witterung ebenso wie bei dem phänologischen Vergleiche von seeferneren mit seenahen Orten bezw. „echten“ Küsten-Städten (s. d. Vergl. Bremen—Gießen—Frankfurt, p. 87) auch bei der Gegenüberstellung von sehr seenahen Städten mit unmittelbar an dem Meere gelegenen Orten, d. h. auch zwischen solchen Orten, wo man wegen ihrer geringen Entfernung konstante biologische Unterschiedlichkeiten vielleicht vielfach garnicht erwartet. In allen diesen Fällen ist die jeweilig seenähere Stadt vor der, wenn auch nur

etwas entfernteren im Jahresanfange biologisch voraus, alsdann verspätet.

Nur insofern nimmt eine gewisse seenahe Zone phänologisch eine Sonderstellung ein, als in ihr speziell der „eigentliche“ Frühling (Erstfrühling und Vollfrühling zusammen) eher seinen Einzug hält wie in Orten unmittelbar an der See sowie tiefer im Binnenlande gelegen: Weil der fragliche Streifen Land vor den Gegenden des tieferen Binnenlandes den Vorteil einer stärkeren Einwirkung des milden oceanischen Winters genoß, vor den echten Küstenstädten dagegen wieder dadurch ausgezeichnet ist, daß in ihm, nach einem fast gleichstarken Genusse des „Seewinters“, infolge seiner gewissen Entfernung von der See, die Erde besonders früh höhere Temperaturen annimmt unter der Einwirkung der steigenden Sonne (s. d. „Nordseeküstenproblem“ S. 100).

2, b.) Es finden mitunter in den biologischen Daten selbst eines unmittelbar an einer See gelegenen Ortes die anderen Eigenschaften eines anderen nahen Meeres ihren Ausdruck, falls die von daher wehenden vorherrschenden Winde, infolge der relativen Lage des Ortes zu diesem Meere, den Ort erreichen können, bevor sie über die an die Stadt direkt angrenzende See hinweggingen (s. d. Vergl. Schelle – Amsterdam p. 114).

2, c, a.) Selbst bei direkter Seelage verläuft die Pflanzenentwicklung wie im Falle einer ausgesprochenen Festlandswitterung, wenn dem Orte Seewinde nur ganz selten zukommen. die vorherrschenden Winde vielmehr von einem tiefen Hinterlande ihren Ursprung nehmen. (s. d. Daten von New-York, p. 106.)

2, c, β.) Die Größe des Hinterlandes ist indes für diese unmittelbar an der See gelegenen Orte auch dann noch von einer, allerdings nur beschränkten Bedeutung hinsichtlich der Stärke der biologischen Einwirkung des Meeres, wenn der Ort, zufolge der Art seiner Lage, von den vorherrschenden Seewinden getroffen wird, ehe sie auch nur über die geringste Fläche Landes hinweggegangen sind. Denn es besteht phänologisch ein gewisses Verhältnis von ozeanischer zu kontinentaler Witterung zwischen einem derart auf einer Insel gelegenen Orte, bezw. einer kleinen Insel in ihrer Gesamtheit und einem entsprechend gelegenen Küstenorte des Festlandes (s. Teil VII, A, p. 111), ja auch zwischen einem ebensolchen Küstenorte einer kleineren Insel und einem einer größeren Insel. (s. d. Vergleich Long Ashton—Middelburg, p. 112): Weil Inseln relativ stärker, da allseitig, ozeanischen Einwirkungen ausgesetzt sind, und verhältnismäßig um so weniger kontinentale Einflüsse statthaben können, je kleiner die Inseln sind.

2, d.) Schließlich hängt der Grad des biologischen Einflusses des Meeres auch noch von dem Maße der Empfänglichkeit ab, den eine Spezies (oder Rasse!) für das „Seeklima“ hat. Gleich empfindlichen physikalischen Instrumenten verhalten sich ja allerdings die je ungefähr zur selben Zeit zu beobachtenden Phänomene ziemlich gleichmäßig; einzelne Arten fallen indes doch aus dem Rahmen der Allgemeinheit heraus, sei es, daß sie unter ozeani-

schen Einflüssen sich besonders verfrühen, sei es, daß ihre Entwicklung besonders benachteiligt wird, oder auch ganz unverändert bleibt (s. d. Teil 9!).

3, a.) Unter dem klimatischen Einflusse speziell eines freien, salzreichen, warmen Meeres verfrühen sich in Porto gegenüber New-York, d. h. einer Stätte mit kontinentalen Witterungsverhältnissen, aber derselben Breitenlage und Meereshöhe, die ersten Phänomene des Jahres z. T. sogar um mehr als 1½ Monate, und verspäten sich dagegen die der Sommerzeit um mehr als 1 Woche (S. 108).

Infolge der unmittelbaren, sehr kräftigen Einwirkung der ozeanischen Witterung erblühen die Vorboten des Frühlings in Middelburg, einem Orte direkter Seelage, 3 Wochen eher, und erscheinen andererseits die Phasen des Sommers um 2 Wochen später als in Werden, einer Ortschaft, welche, abgesehen von ihrer Entfernung von der See um etwa 200 km, in den biologisch wirksamen Faktoren ebenfalls mit der Vergleichsstadt völlige Übereinstimmung zeigt.

3, b.) Obschon die geographische Breite für die Eintrittszeit der Phänomene von einer wesentlichen Bedeutung ist, ihre Zunahme um 1° (in Mitteleuropa) eine Verzögerung des Frühlingsbeginns um 4,2 Tage bedingt, ist die Polhöhe in der Hinsicht ganz allgemein maßgeblich doch nur für Orte eines weit ausgedehnten Binnenlandes. Selbst eine bedeutend südlichere Lage im Binnenlande, noch dazu in Verbindung mit besonders günstigen Wärmeverhältnissen vermag den phänologischen Vorteil nicht zu bieten, den eine nördlichere Stadt unter der direkteren Einwirkung der See zur Winterszeit genießt:

So erwacht in Bremen die erste Vegetation doch noch um eine halbe bzw. eine Woche eher als in dem ungefähr 300 km südlicheren Gießen und Frankfurt (S. 87).

Ferner im Vollfrühlinge erscheinen die Phänomene in Grebenhain begreiflicherweise eher als in etwa gleichhohen Orten auf den um 12 Breitengraden nördlicheren Färör, aber die Verfrühung Grebenhains beträgt noch nicht einmal 2 volle Wochen, während doch auf Grund des Unterschiedes bezüglich der geographischen Breite eine Verfrühung um mindestens 7 Wochen zu erwarten wäre. Vorher haben sich auf den Färör unter dem Einflusse warmer Wassermassen, trotz der Nähe des Polarkreises, viele Phasen gar derart verfrüht, daß bei ihrer hauptsächlichen Berücksichtigung hier der Vorfrühling um eine Woche, der Erstfrühling auch noch immer um einige Zeit eher seinen Einzug hält. Und dabei wird die Vegetationsentwicklung auf der Insel durch die weit vorherrschenden Nebelbildungen ganz gewißlich stark beeinträchtigt (S. 94).

3, c.) Die Frühlingsphänomene zeigen sich auf dieser hochnördlichen Insel um mehr als eine Woche früher als in ebenfalls viel südlicheren und um einige hundert Meter tiefer gelegenen Orten, beispielsweise Annarode und Ulfshuus (S. 94, 95).

4, a.) Unter dem Einflusse der thermischen Verschiedenar-

tigkeiten der Meere ergeben sich für gewisse Gegenden erhebliche Unterschiedlichkeiten der Daten je der gleichen botanischen Jahreszeiten auch dann, wenn die Gebiete einander sehr nahe benachbart sind und gleiche Pol- und Meereshöhe haben:

Infolge der Temperaturerniedrigung, welche die westlichen ozeanischen Winde zur Winterszeit, bezw. zur Zeit der Eisschmelze erst gelegentlich des Überstreichens über die binnenseeähnliche Südersee erfahren, hält z. B. der Vorfrühling in Schelle erst 13 Tage später seinen Einzug als in dem nur 75 km entfernten Amsterdam, wo die Geschwindigkeit der Vegetationsentfaltung (hauptsächlich) durch die Wärmeverhältnisse des Nordseewassers bestimmt ist (S. 114).

4, b.) Schon infolge eines graduellen Unterschiedes der Wirksamkeit zweier thermisch prinzipiell gleichartiger Meeresteile weichen die Eintrittstermine je derselben Phasen von 2 nur um 1 Breitengrad voneinander entlegenen Orten, von Baltischport und Pernau, mindestens um 3 Wochen, späterhin sogar um mehr als 5 Wochen voneinander ab (S. 119).[1])

4, c.) Für die geschilderten phänologischen Verschiedenheiten zwischen den Färör und Ulfshuus ist sicherlich zu einem Gutteile auch die Verschiedenartigkeit der Wärmeverhältnisse des Atlantischen Ozeans in den 2 fraglichen Gegenden mitverantwortlich zu machen (S. 95).

XI.

Die Bedeutung dieser Resultate für die theoretische und angewandte Biologie, für Meteorologie und Geographie

In dieser Arbeit ist ein Gebiet der phänologischen Wissenschaft im Zusammenhange behandelt worden, über welches wir bislang nur wenige vereinzelte Mitteilungen besaßen.

Der Zusammenhang zwischen der Entwicklungsgeschwindigkeit der Pflanzen und dem Verlaufe der Isothermen, der Art der Wärmeverteilung, wurde aufs Neue dargetan. Und um so mehr dürften die Ausführungen auch gerade unter dem Gesichtspunkte ins Gewicht fallen, als auch ein Vergleich aller vielen, in der Arbeit überhaupt berücksichtigten Orte miteinander jene Beziehungen bis ins Kleinste erkennen läßt. (Zu einem solchen Vergleiche sei der Leser angeregt!)

Indem aber gezeigt wurde, wie die Pflanze, gleich dem empfindlichen physikalischen Instrumente, nicht nur auf die wachsende oder sich verringernde Nähe des Meeres, auf geringste Unterschiede des Grades der Einwirkung desselben Meeres bzw. geringste Abweichungen der Eigenschaften verschiedener Meere reagiert, empfiehlt sich die Methode der phänologischen Statistik

[1]) Dem Leser sei auch empfohlen, die Daten der Färör mit denen des südlicheren Baltischport selbst zu vergleichen.

zugleich wieder als eine wertvolle zuverlässige Ergänzung der Meteorologie, zumal noch infolge ihres Vorteiles weit größerer Anschaulichkeit: Sodaß sie dem Laien die trockenen, abstrakten meteorologischen Zahlenwerte zu ersetzen vermag.

Aber auch die hohe Bedeutung phänologischer Beobachtungen für die Geographie ist durch die Darlegungen prinzipiell weiter deutlich geworden: Nicht allein dadurch, daß hier die zeitliche Entwicklung des Pflanzenlebens im Laufe des Jahres in ihrer letzten Beziehung zu dem wichtigen geographischen Element „Meer“ ihre Erklärung findet, sondern weil wir begreifen lernen, wie der Verbreitung der Gewächse auf der Erde gewisse Grenzlinien dadurch gezogen sein können, daß gewisse Spezies ihren Entwicklungskreis jenseits dieser Grenzlinie nicht mehr abzuschließen im Stande sind; sei es zufolge der dort zu kurzen Dauer der Vegetationsperiode, sei es zufolge der spezifischen Konstitution des Plasmas der betreffenden Art. Und wir verstehen, wie der Verlauf jener Grenzlinien unter Umständen der einer äußerst welligen Kurve ist.

Natürlich ist das phänologische Verhalten demzufolge auch für die angewandte Biologie von großer Wichtigkeit. Allgemein kann uns ja vorliegende Arbeit über die Möglichkeit des Anbaues früher Sorten, und von Arten mit einer langen Entwickelungsdauer oder gar von immergrünen Pflanzen in Orten, die unter der (vorwiegenden) Herrschaft von milden Seewinden stehen, aufklären. Auch erfuhren wir, daß bestimmte Seen und eine gewisse Art der Lage einer Stadt am Wasser eine Sonderstellung haben. Kennen wir einmal die Eintrittszeiten der einzelnen Phasen einer Art in einem bestimmten Orte, dann läßt sich leicht entscheiden, ob auch in andern Gegenden diese Art oder Rasse sich anzubauen lohnt. Heißt es ja dann nur, alle die einzelnen, die Entwicklungsgeschwindigkeit beeinflussenden geographischen Faktoren, welche an beiden fraglichen Orten wirken, gegeneinander abzuwägen.

Endlich wird der Streit in der wissenschaftlichen Botanik, welcher über die physiologische Grundlage der phänologischen Erscheinungen, über die Vegetationskonstanten, entbrannt ist, durch die Arbeit in gewisser Hinsicht berührt: Es wurde bei Beginn von den noch unklaren Beziehungen zwischen dem Eintritt der Phasen und den „Wärmesummen“ gesprochen (p. 79). Zunächst scheint ja allerdings der mathematisch strenge bezügliche Zusammenhang, der sich im allgemeinen zeigt, auf das Verhältnis von Ursache und Wirkung zwischen den phänologischen Erscheinungen und klimatischen Faktoren hinzudeuten, aber, bei einem näheren Zusehen erkennen wir doch auch deutlich das Verhältnis der Akkomodation, das der spontanen Anpassung: Wenn z. B. ein und dieselbe Spezies ihre Entwicklungsgeschwindigkeit prinzipiell ganz anders gestaltet je nach der ihr zur Verfügung stehenden Gesamtzeit, wenn speziell in Orten mit einer besonders langen Dauer großer Wärme die Zeit zwischen Anfang und Ende der wichtigsten Abschnitte des pflanzlichen Lebens verhältnismäßig lang ist, in anderen Gegenden, welche klimatisch benachteiligt

sind, dagegen relativ kurz (Porto—New-York); oder wenn trotz größerer klimatischer Unterschiede in mehreren Gebieten beispielsweise der Reifungsprozeß ein und dieselbe Zeit beansprucht, d. h. unter günstigeren Bedingungen ev. nicht schon in einem kürzeren Zeitraum beendet ist als in relativ kälteren Gegenden (in unseren Gegenden gegenüber Baltischport und Pernau).

Über solche Akkomodation aber in einer Sonderabhandlung demnächst mehr!

Auch an dieser Stelle danke ich meiner lieben Frau für die wertvolle Mitarbeit.

Friedrich Ludwig †.

Von

Dr. **Georg Ritter**, Bremen.

Am 22. Juli 1918 starb Herr Hofrat Prof. Dr. Friedrich Ludwig zu Greiz i. V. Er war am 24. Oktober 1851 in Schleusingen geboren; somit war ihm nur ein Alter von noch nicht 67 Jahren beschieden. Nach Vollendung seines Studiums in Göttingen betätigte er sich, ab 1. April 1875, als Lehrer in den naturwissenschaftlichen und mathematischen Fächern am Gymnasium zu Greiz. Leider hat er sich in seinem Berufe während seines schweren Leidens, das er sich jüngst durch Genuß von aluminiumphosphathaltigem Kriegsbrot zugezogen hatte, zu wenig Schonung gegönnt; ja selbst während seiner Krankheit entfaltete er auch noch auf den Gebieten seiner speziellen Forschung seine unermüdliche Arbeitskraft.

Der Heimgegangene war Inhaber der biologischen Zentralstelle für die zwei Fürstentümer Reuß länger als 25 Jahre, seit 1910 Staatskommissar für die landwirtschaftlichen und Gärtnerinstitute in Köstritz. Über seine phänologischen Beobachtungen referierte Ludwig ohne jede Unterbrechung mehr als 35 Jahre. Die geologische Landesanstalt machte ihn schon vor geraumer Zeit zu ihrem Berichterstatter über Erdbebenforschung.

Es gibt nur wenige Biologen, die mit solchem Erfolge wie der Verstorbene in den verschiedensten Disziplinen gearbeitet haben: Auf zoologischem Gebiete weise ich nur auf seine Milbenuntersuchungen hin. Auf botanischem Gebiete ist allbekannt sein „Lehrbuch der Biologie der Pflanzen" (Enke, Stuttgart). Die Ökologie fand überhaupt in Ludwig einen begeisterten Freund; auch zahlreiche kleinere Mitteilungen über interessante Fälle allgemeiner und spezieller Anpassung, besonders auch blütenbiologische Artikel, Nachrichten betr. Malakophilie und Myrmekophilie von Pflanzen, geben hiervon Zeugnis. Auch das gewaltige Gebiet der Kryptogamen hat den Verblichenen lebenslang gefesselt. Schon 1892 verfaßte er sein fleißiges „Lehrbuch der niederen Kryptogamen" (Enke, Stuttgart). Durch seine Promotionsarbeit brachte er die noch heute gültigen Ansichten über die Phosphoreszenz der Pilze zur Geltung. In den Schleimflüssen der Bäume entdeckte er manchen Gärungserreger; bei solchen Studien auch den *Endomyces vernalis* Ludw., der uns heute im

Kriege in manchem Nährhefepräparat treffliche Dienste leistet. Jedem Mykologen ist Ludwig als Entdecker einiger Uredineen bekannt. Den Planktonten zollte Ludwig ebenfalls ständiges Interesse (vgl. Zacharias, Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers). Unser Forscher hat auf botanischem Gebiete als erster die statistische Methode des Studiums der Organismen zur Anwendung gebracht, dabei die Tatsache der strengen Erblichkeit der Eigenschaften der Pflanzen festgestellt und zu Vorstellungen über den „Artbegriff" geführt, die jetzt allgemein anerkannt sind. Die Ermittelung einer diskontinuierlichen Variation der Pflanzen ist ebenfalls sein Verdienst: Das „Ludwigsche Gipfelgesetz" lehrt uns das Vorherrschen der Zahlen der Fibonaccireihe bei der Variation der Zahl der Randblüten bei Kompositen und Umbelliferen.

Kein Wunder, daß ein solcher Forscher zu Verbindungen mit den namhaftesten Gelehrten aller Länder gelangte, daß manche Auszeichnung und Ehrung nicht ausblieb.

In seiner großen Liebe zur Natur, zur Heimat, bei seinem umfassenden Wissen hat Ludwig aber auch in Laienkreisen, etwa 30 Jahre lang, als Leiter des „Vereines der Naturfreunde" in Greiz unerschöpflich anregend und befruchtend gewirkt. Nicht nur in seiner Familie, wo Ludwig ein überaus glückliches und zufriedenes Leben führte, sondern bei allen, die dem immer heiteren, liebenswürdigen Heimgegangenen nähertreten konnten, ist durch seinen allzufrühen Tod eine schmerzlich empfundene Lücke entstanden. Speziell auch die Schule verlor in Ludwig eine Kraft, die stets mit Nachdruck der Biologie eine größere, ihr zukommende Geltung im Lehrplane verschaffen wollte.

Untersuchungen über Säurewirkung und Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen.

(Aspergillus niger.)[1]

I. Teil.

Von

Dr. Friedrich Boas.

(Aus dem botanischen Laboratorium der Kgl. Akademie Weihenstephan.)

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

I. Abschnitt.

Bei der Ernährung der Pilze mit anorganischen Ammonsalzen wird bekanntlich die Nährlösung durch freie Mineralsäure teilweise so stark angesäuert, daß schwere Nachteile für das Leben der Zellen entstehen, daß die Zellen unter der Wirkung der freien Säure auffallende Formen annehmen und daß als letzte Folge der Ansäuerung der Nährlösung der Säuretod der Zellen eintreten kann. Über diese hier kurz erwähnten Verhältnisse haben Nikitinski, Ritter, Wehmer, Brenner (1) u. a. eine Anzahl von Einzelheiten veröffentlicht. Es ist nun eine sehr naheliegende Frage, ob unter dem Einfluß der freien, im Stoffwechsel gebildeten Säure nicht leicht nachweisbare Stoffwechselprodukte auftreten oder ob sich im Baue der Zellwand nicht Unterschiede ergeben würden gegenüber Pilzen, welche nicht unter dem Einflusse von Säuren standen. Die eingehende Verfolgung dieses Gedankenganges führte zu bemerkenswerten Ergebnissen, über welche hier ausführlich berichtet werden soll. Als Hauptergebnis seien folgende Tatsachen hier besonders hervorgehoben:

1. Unter dem Einflusse der im Stoffwechsel aus Ammonsalzen abgeschiedenen

[1]) Ausgeführt mit Unterstützung der Kgl. bayr. Akademie der Wissenschaften.

Mineralsäuren tritt ein der echten Stärke äußerst nahestehender Körper auf, welchen wir, da er sich vorzugsweise in der **Nährlösung**[1]) befindet, als „lösliche Stärke" bezeichnen.

Ähnlich wie die Mineralsäuren wirken viele organische Säuren, doch muß bei diesen die angewandte Menge größer sein, als bei den Mineralsäuren, da sie meist nur sehr gering dissoziiert sind.

Der wirkende Teil der Säuren sind die Wasserstoffionen. Ihre Konzentration [H+] hängt natürlich von der Dissoziation der betreffenden vorhandenen Säure ab. Die Größe der Wasserstoffionenkonzentration in biologischen Flüssigkeiten bedingt nun einen sehr verschiedenen Verlauf des Stoffwechsels, wie im folgenden ausgeführt wird. Meist ist nun die [H+] von Nährlösungen unbekannt; für eine Reihe von Organismen haben Boas und Leberle (2) sie gemessen; für die vorliegende Arbeit seien folgende Angaben als von Wichtigkeit gemacht. Im Anschluß an S. P. L. Sörensen (3) kam dessen Nomenklatur zur Verwendung, es wird daher der Logarithmus der Wasserstoffionenkonzentration mit p. H. bezeichnet. Es tritt nun lösliche Stärke in der Nährlösung eben nachweisbar auf bei folgenden Wasserstoffionenkonzentrationen:

Saccharose	p. H. = 2.25
Dextrose	p. H. = 1.85
Maltose	p. H. = 1.57

Die Nährlösung hatte folgende Zusammensetzung: 5 % Zucker, 0,5 % Chlorammon, 0,25 % KH_2PO_4 und 0,10 % $MgSO_4$, die Temperatur betrug 32,5° C; 50 ccm Lösung in 100 ccm Erlenmeyerkolben).

Diese Zusammenstellung zeigt, daß je nach der benutzten Kohlenstoffquelle die Wasserstoffionenkonzentration sehr verschiedene Werte haben kann; der Einfluß der Kohlenstoffquelle ist also sehr bedeutend. In dieser Übersicht ist der Wert für Saccharose vielleicht etwas zu sauer, doch dürfte der Fehler nicht allzu groß sein.

Die Bildung der löslichen Stärke muß also als Folge des Vorhandenseins einer gewissen Wasserstoffionenkonzentration aufgefaßt werden.

2. Neben diesem sehr bedeutenden Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf den Verlauf des Stoffwechsels soll in dieser Arbeit noch besonders betont werden, daß freie Säuren in hohem Maße formbestimmend auf die pflanzliche Zelle wirken. Dieses Kapitel der Chemomorphosen wird durch eine Reihe neuer Beobachtungen bereichert.

---

[1]) In gelöster Form!

Stärke und stärkeähnliche Körper wurden bis jetzt bei Pilzen noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Daß zahlreiche Pilze jodbläuende Stoffe besitzen, ist wohl bekannt, aber nähere Untersuchungen fehlen. Belzungs[1]) Angaben über das Vorkommen von „Amylumkörnern" im Mutterkorn erwiesen sich als falsch; welcher Art das von Bourquelot bei *Boletus pachypus* Fr. vorkommende, jodbläuende Kohlehydrat ist, ist nicht bekannt. Genauere Angaben über jodbläuende Körper bei *Aspergillus niger* machte E. Tanret. Er gibt an, bei Gegenwart von viel Ammonnitrat diesen Pilz zur Bildung von Stärke („amidon") veranlaßt zu haben und meint, daß es unsicher ist, zu entscheiden, ob der beobachtete Körper von außen oder innen an die Zellwand sich angesetzt habe. Tanret scheint also den hier zu beschreibenden Verhältnissen nahegekommen zu sein, ohne jedoch die große Rolle der entstehenden Säuren erkannt zu haben. Die neueste Beobachtung über jodbläuende Körper bei Schimmelpilzen stammt von C. Wehmer[2]). Er fand bei Anwendung von Ammonnitrat und Ammonsulfat als Stickstoffquelle bei *Aspergillus fumigatus* und *Penicillium variabile* zahlreiche Riesenzellen, deren Wände sich mit Jod bläuten. Indessen hat weder Tanret noch Wehmer diese auffallende Erscheinung weiter verfolgt, namentlich fehlt die wichtige Beobachtung, daß auch in der Nährlösung reichlich ein jodbläuender Körper sich befindet, welcher alle Reaktionen **löslicher Stärke** gibt. Es ist also keine Arbeit vorhanden, in welcher die hier zu besprechenden Befunde hinreichend erkannt und untersucht worden wären.

Neben diesen angeführten Beobachtungen ist noch eine zu erwähnen, um die Zahl der beobachteten jodbläuenden Körper bei Pilzen möglichst zu vervollständigen. So kommt verschiedentlich (Trehala Manna) ein jodbläuender Körper vor von der allgemeinen Formel $C_6H_{10}O_5$. Er ist in heißem Wasser löslich, fällt aber beim Erkalten wieder aus, zeigt ein starkes Drehungsvermögen, $\alpha D = +179^0$, wird aber von Diastase nicht verändert. Trehalum zeigt also sehr viel Ähnlichkeit mit Stärke, worüber man bei Lippmann Näheres findet.[3])

Für einen als Stärke zu bezeichnenden Körper müssen wir aber unbedingt fordern, daß er durch Malz- oder Speicheldiastase verzuckert wird. Diese Eigenschaft besitzt nun der von einigen Pilzen gebildete und sogleich näher zu beschreibende Körper. Seine allgemeinen Eigenschaften sind: Er färbt sich mit Jodjodkalium blau, dreht stark rechts, löst sich in Wasser und bleibt dann gelöst. Kochen mit Laugen verträgt er ebenso wie lösliche Stärke; es tritt daher nach Kochen mit Lauge bei genügend Jodzusatz die Bläuung wieder ein; beim Er-

---

[1]) Siehe Czapek, Biochemie d. Pflanzen. 2. Aufl. Bd. 1. Seite 300.
[2]) Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1913. S. 264.
[3]) Wieweit der von P. Lindner beobachtete jodbläuende Körper bei *Dematium* hierher gehört, ist nicht klar. (Centralbl. Bakt. Abt. II. 1896.) Andere jodbläuende Stoffe (Saponarin und Ascomycetenstoffe) scheiden ebenfalls aus.

hitzen verschwindet die blaue Farbe und erscheint beim Abkühlen wieder; durch Kochen mit verdünnten Säuren entsteht ein reduzierender Körper, dagegen tritt mit starker Schwefelsäure (1,19 spez. Gew.) Lösung ohne Veränderung ein.

Aus der filtrierten oder zentrifugierten Nährlösung, welche, wie schon erwähnt, mit Jod sich bläut, läßt er sich mit Alkohol in weißen, amorphen Flocken ausfällen, der Niederschlag löst sich bereits in kaltem Wasser. Zur Bestimmung des Drehvermögens wurde der Niederschlag gelöst und 3mal wieder mit Alkohol gefällt und jedesmal mit reichlich Alkohol gewaschen. Das bei 95° C getrocknete Präparat enthielt Dextrose nicht mehr, wohl aber reichlich jodnegative Kristalle, es war also, trotz mehrfacher Fällung, nicht rein erhalten worden. Dieses Präparat wurde dann nach Lintner polarisiert. Aus den oftmals wiederholten Beobachtungen ergab sich ein spezifisches Drehungsvermögen, $\alpha D = +120—160°$. Diese Zahlen müssen natürlich ungenau sein, denn es kamen stets nur sehr kleine Mengen, z. B. 0,085 g, 0,130 g, zur Polarisation, und dann waren die Präparate, wie schon erwähnt, nie rein. Als Resultat bleibt auf alle Fälle ein hohes Drehungsvermögen bestehen.

Aus all den angeführten Merkmalen und aus den weiter unten zu behandelnden Verbindungen, aus welcher der in Frage stehende Körper sich bildet, können wir wohl mit Recht die Bezeichnung „lösliche Stärke“ herleiten, welche von nun an stets angewendet wird. Damit soll nicht gesagt sein, daß er mit gewöhnlicher löslicher Stärke direkt identisch ist. Besonders die Tatsache, daß die Bildung in den Pilzkulturen unter dem Einflusse stark sauerer Reaktion vor sich geht, gibt Veranlassung zu der Bezeichnung „lösliche Stärke“.

Es ist nun die Frage zu beantworten, in welchen Mengen sich lösliche Stärke in den Nährlösungen vorfindet. Die quantitative Bestimmung erfolgte auf kolorimetrischem Wege, da z. B. Polarisation und Alkoholfällung keine befriedigende Werte ergaben. Es wurden in der Nährlösung 0,02—0,08 % lösliche Stärke beobachtet, das sind 1,6—6,5 % des vorhandenen Zuckers. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß gelegentlich größere Mengen vorkommen.

Über das Schicksal der löslichen Stärke in den Kulturen wurden folgende Beobachtungen gemacht: Die Bildung erfolgt sehr rasch, meist über Nacht im Verlaufe von 14—20 Stunden; also, wenn z. B. die Lösungen abends geimpft werden, ist bei 20—25 ccm Kulturflüssigkeit bei etwa 31° C früh um 9 Uhr mit großer Regelmäßigkeit bereits Stärke in Spuren in der Nährlösung vorhanden. Die Anwesenheit der löslichen Stärke, wie auch einfache qualitative Proben, wurden stets kolorimetrisch festgestellt. Es tritt dann rasch eine Anreicherung der löslichen Stärke auf, welche, je nach den Versuchsbedingungen, verschieden lange anhält. Nach dem

Stadium des Maximums erfolgt vielfach über Nacht, also ebenfalls in wenigen Stunden, eine sehr starke Abnahme, die sehr gut zu erkennen ist. Das Stadium der Abnahme dauert nun verschieden lange an; hängt jedoch ganz von der Zusammensetzung der Nährlösung und der Temperatur ab. Bei diesem Abbau durch Diastase treten bläulichviolette, dann rötlichviolette, oft prachtvoll weinrote und zuletzt rötlichbraune Farbentöne auf, bis schließlich jede Jodreaktion ausbleibt. Das Stadium des Abbaues dauert bis zu 10 Tagen; in einzelnen Fällen aber Monate. Alle weiteren Einzelheiten sind aus den zahlreichen Zusammenstellungen und Übersichten zu entnehmen, welche im zweiten Teil enthalten sind.

Mit der Bildung der löslichen Stärke geht meist eine mehr oder minder starke Hemmung der Konidienbildung einher, besonders bei Verwendung der Ammonsalze der starken Mineralsäuren. Es ergibt sich daher die Frage, ob und welche Beziehungen zwischen Stärke- und Konidienbildung bestehen. Die Bildung löslicher Stärke deutet immer eine Störung des Stoffwechsels an. Es ist daher von Interesse, zu erfahren, wie weit sich beide Vorgänge beeinflussen.

Es ist nun aus den folgenden Tabellen (z. B. 2, 6, 14) zu ersehen, daß bis zu einer gewissen Säuremenge die Konidienbildung nur wenig verzögert oder gestört wird, besonders bei Verwendung organischer Säuren. Stärkebildung und Konidienerzeugung schließen sich also nicht völlig aus. Es kann, trotz der Anwesenheit der löslichen Stärke, zu einer normalen Decke kommen (z. B. bei Weinsäure: Tabelle 16). Aber bei Gegenwart einigermaßen höherer Säuremengen tritt keine Konidienbildung mehr ein. Dagegen ist der Abbau der Stärke völlig unabhängig von der Konidienbildung (Tabelle 3).

Die Stärke verschwindet nämlich vielfach, ohne daß auch nur Spuren einer Konidienbildung vorhanden wären. Es steht also die Stärkebildung und ihr Verschwinden in keinem Zusammenhang mit Konidienbildung. Namentlich der Stärkeabbau ist in besonderem Maße von der vorhandenen Säuremenge abhängig; denn Diastase ist nur bei mäßig sauerer Reaktion[1]) wirksam; es muß daher die Säure erst bis zu einem gewissen Grade verschwunden sein (Proteolyse, Autolyse), bevor die Diastase in Tätigkeit treten kann. Alle Einzelheiten über die Wechselbeziehungen zwischen Konidien- und Stärkebildung und -Verschwinden sind aus den folgenden Tabellen des 2. Teils zu ersehen, wo fast stets genau Eintritt und Stärke der Konidienbildung angegeben ist.

Über den Ort der Stärkebildung und das mikroskopische Bild müssen nun zur Vervollständigung des Verständnisses der Stärkebildung etwas ausführlichere An-

---

[1]) Vgl. hierzu L. Adler in Biochem. Zeitschr. Bd. 77. 1916. S. 146.

gaben gemacht werden. Dabei wird von vornherein das Verhalten des Myzels von dem der Konidienträger getrennt. Wir betrachten also zuerst die mikroskopischen Verhältnisse, wie sie sich bei dem auf der Nährlösung schwimmenden Myzel ergeben. In der Zelle ist mit Sicherheit nie Stärke gefunden worden, wenigstens nicht bei *Aspergillus niger*, wobei die Konidienträger auszunehmen sind. Behandeln wir eine junge Myzeldecke mit Jodlösung, so färbt sie sich zwar entweder ganz oder doch stellenweise sofort makroskopisch blau; aber die einzelnen Zellinhalte selbst sind gelb gefärbt, so wie sich eben jede mit Jod behandelte Zelle gelb färbt. Auch die Zellwände zeigen nur in selteneren Fällen jodpositive Reaktion. Daraus ergibt sich, daß in der Zelle lösliche Stärke nicht vorhanden ist. Eine Bildung der löslichen Stärke außerhalb der Zelle rein enzymatisch ist aber ziemlich unwahrscheinlich; dagegen spricht das Verhalten der Konidienträger des *Aspergillus niger* und der Zellen des *Aspergillus Oryzae*. Wir müssen daher annehmen, daß die gebildete Stärke sofort in vielleicht konzentrierter Form die Zelle verläßt und in die Nährlösung auswandert und dann von außen an die Zellwände in fester Form sich anlagert. Es ist das ein analoges Verhalten, wie es bei der Oxalsäurebildung oder bei der alkoholischen Gärung vorkommt, in den Zellen ist weder Oxalsäure noch Alkohol nachzuweisen, obwohl sich in der Nährlösung reichlich Oxalsäure oder Alkohol befindet.

Plasma und Zellwand färben sich also im allgemeinen mit Jod nie gleichmäßig blau, eine Durchfärbung unterbleibt. Nur tote Zellen scheinen sich gleichmäßig blau zu färben. Die Bläuung ganzer Myzelteile nach Behandlung mit Jod rührt von zahlreichen Flocken, Körnchen und Schuppen her, welche äußerlich der Zellwand als größere oder kleinere Hüllen anhaften. Form und Menge dieser Hüllen hängen von der Zusammensetzung der Nährlösung ab. In Lösungen, die reich an Kolloiden sind (Bierwürze, Pepton als N-Quelle), sind die jodpositiven Niederschläge an den Zellen beträchtlich groß. Namentlich aus Bierwürze (mit Mineralsäuren versetzt) scheiden sich zahlreiche Flocken und Eiweißkügelchen ab, welche sich mit Stärke imprägnieren und dann den Zellen anhaften. In geringerem Maße gilt dies auch für Peptone. Diese Flocken und Körnchen nehmen nun leicht lösliche Stärke auf und färben sich daher mit Jodlösung blau. Soweit sie nun an den Zellwänden sich niederschlagen, bedingen sie die Blaufärbung der betreffenden Teile bei der Jodprobe. Namentlich Myzelien aus Würze (10 ccm) mit 1—1,5 ccm Normalschwefelsäure zeigen prachtvolle, große Stärkeflocken an den Wänden. In mineralischen Zuckernährlösungen treten diese Flocken zurück, dafür haften den Zellwänden meist nur kleine Körner, Schuppen und Krusten an; die Krusten und Körner fehlen an vielen Stellen, so daß die Zellen rein gelb bei der Jodprobe erscheinen. Die Stärke der Jodreaktion läßt

sich durch Waschen der Pilzdecken mit Wasser vor der Jodprobe etwas zurückdrängen, aber nie ganz aufheben. Natürlich ist immer nur ein geringer Teil der Bläuung auf solche ausgeflockte Stärke zurückzuführen; die größte Masse sitzt der Zellwand fest an, wie ein Blick durch das Mikroskop beweist. Es sieht sogar vielfach so aus, als ob einzelne Wandstellen sich abheben und abstoßen würden; diese Stellen sind stets jodpositiv und hängen oft wie ganz dünne Schuppen von der Wand weg. An anderen Stellen scheint die Durchlässigkeit der Wand ungleich zu sein; dann befindet sich unter der Wand zwischen Wand und Plasma eine äußerst dünne Stärkelinse eingekeilt; es braucht dann nur die überdeckende Stelle abgedrängt zu werden, und wir haben die schönsten Stärkeschuppen; viele Stellen machen tatsächlich den Eindruck einer sich häutenden Zelle. Da die Zelle stets unter dem Einflusse der Säure steht, muß mit diesen Fällen gerechnet werden. Das gewöhnliche Aussehen des Myzels mit den jodpositiven Schuppen, Körnchen und Flocken zeigt die beigegebene Abbildung 1.



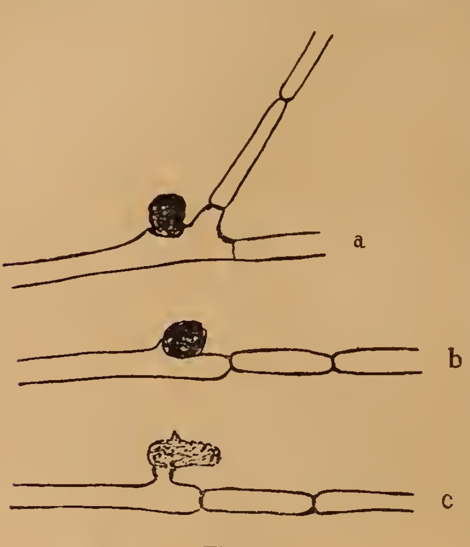
Figur 1.

a) Junges Myzel aus Weinsäurekulturen mit den charakteristischen jodpositiven Auflagerungen in Form von Körnchen und Schuppen.

b) 4 Tage alte Zellen aus Dextrose-Ammonnitrat. Im Innern der Zellen linsenförmige, jodpositive Linsen und Bänder.

Daß diese Wandauflagerungen lösliche Stärke sind, ergibt sich bei der Behandlung mit Diastase. Das gewaschene und dann noch mit Alkohol und destilliertem Wasser nachbehandelte Myzel wird bei ca. 40 °C in Diastaselösung verbracht. Bei der dann folgenden Prüfung mit Jod ergeben sich fast stets nur Gelbfärbungen, während Kontrollmyzelien, welche aber zu aller Vorsorge gleichlange mit Wasser von 40 ° oder mit (durch Kochen) getöteter Diastase behandelt waren, sich intensiv blau färben. Das ist natürlich zu erwarten, doch ist nicht in allen Fällen das Resultat gleichgut; namentlich das Alter der Kulturen spielt hier eine Rolle, da sich, wie bald gezeigt wird, schließlich auch im Innern der Zelle an die Wände jodpositive Verdickungen anlegen, welche der Diastase gegenüber widerstandsfähiger sind; da sie nur schwer die Stärkelinsen in den Zellen auflösen kann.

In einzelnen Fällen wurden größere, rundliche Stärkemassen an den Zellwänden beobachtet, vielfach an der gabeligen Verzweigungsstelle zweier Myzelfäden. Diese Stärkemassen waren etwas größer als die Konidien, wiesen also beträchtliche Größe auf; wir bezeichnen sie als Scheinstärkekörner. Ihre Bildung ist leicht festzustellen. Es platzt nämlich unter dem Einflusse der Säure an irgendeiner Stelle die Zelle, das ausfließende Protoplasma gerinnt in der starksauren Nährflüssigkeit sofort und bleibt meist als kugelige Masse der Zellwand fest angedrückt. Ob nun der Plasmapfropf schon mit Stärke gefüllt aus der Zelle kam, oder von der Nährlösung her mit Stärke sich vollsog, ist nicht ohne weiteres zu entscheiden und schließlich auch nebensächlich; als Resultat ergibt sich eine Stärkekugel mit deutlich körnigem Gefüge. Bei Behandlung mit verdünnter Kalilauge (0,1 %) löst sich die Stärke heraus und es verbleibt eine undeutliche körnige Masse zurück. Diese Verhältnisse zeigt die Abbildung 2.



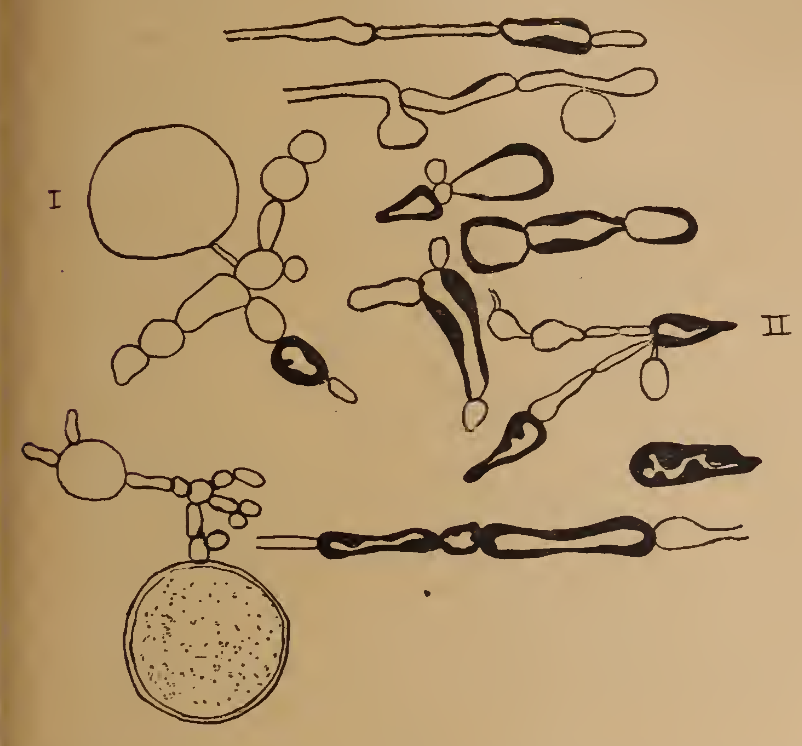
Figur 2.

Scheinstärkekörner *(a, b)* durch Platzen der Zelle entstanden; die Plasmakugel färbt sich mit Jod blau; *c)* nach Entfernung der Stärke durch sehr verdünnte Kalilauge; man erkennt den Riß in der Wand und die farblose Grundmasse.

Das Platzen der Zelle unter dem Einflusse der Säure ist bei *Aspergillus niger* ziemlich selten; er ist eben sehr säurefest. Leichter und reichlich erhält man denselben Vorgang bei *Oidium* in Zucker-Ammonsalzkulturen. *Oidium* ist ziemlich säureempfindlich, es platzen die Zellen leichter und lassen körnige Plasma austreten; welches sich mit Jod intensiv gelb färbt. Einen analogen Vorgang kann man unter ähnlichen Kulturbedingungen bei dem ebenfalls säurescheuen *Cladosporium* beobachten. Hier ergießen sich aber auch noch die in den Zellen in großer Menge vorhandenen fettartigen Kügelchen in solcher Masse in die Nährlösung, daß diese ein stark milchiges Aussehen erhält, also sich trübt.

Nach dieser kurzen Abschweifung kehren wir zu *Aspergillus niger* zurück und betrachten ältere Kulturen oder solche, welche unter dem Einflusse der Nährlösung beigefügter größerer Säuremengen keimen mußten. Während in jungen Kulturen an den Zellen meist nichts besonderes sich bietet, stellen sich mit dem Alter, oder, was das gleiche ist, mit dem Ansteigen der Säuremengen in der Nährlösung die typischen Wirkungen der Säure auf die Form der Zelle ein. Es treten Riesen- und

Blasenzellen auf. Die meisten dieser Zellen sind jodnegativ, aber in vielen meist kleineren, angeschwollenen Zellen erkennen wir örtliche Verdickungen, Leisten und Pfropfbildungen an der Innenseite der Zellwand. Auch diese Verdickungen färben sich mit Jod blau[1]), von hellichtblau bis tiefblau, es treten also alle möglichen Farbentöne auf, welche gleich den „Stärkegehalt" andeuten. Diese Verdickungen bestehen, wie zahlreiche Beobachtungen ergeben haben, aus einer jodnegativen



Figur 3.

1. Zellen aus einer Kultur mit HCl. (25 ccm Dextrose + 3 ccm n HCl. 2. Ähnliche Kultur mit gleichviel n HNO_3. (Die schraffierten Zellwände jodpositiv, alles andere negativ. Größe der Zellen: 30:25 μ; 40:30, 30:20, 30:22, 40:40, 17:12, 14:9, 16:12, 10:10.)

Hauptmasse und aus Einlagerungen löslicher Stärke. Infolge dieser Einlagerung versagt hier die Diastasebehandlung, was ohne weiteres klar ist, denn die Diastase kann nur sehr schwer in diese Membranwülste eindringen. Das ist auch der Grund, warum in jungen Kulturen, welche frei sind von diesen dickwandigen Riesen- und Blasenzellen, die Diastasewirkung gelingt und in älteren nicht oder nur schwach. Daß es sich um Einlagerung löslicher Stärke und nicht um Bildung eines anderen jodpositiven

[1]) Diese Verdickungen können nach Jodzugabe makroskopisch Bläuung von Myzelien bedingen, ebenso wie die schon erwähnten Schuppen und Flocken.

Körpers handelt, ist ohne weiteres nach dem mikroskopischen Befunde zu schließen. Nahezu bewiesen wird es durch den Vergleich von *Aspergillus niger* und *Aspergillus Oryzae.* Wie ich bereits in einer früheren Arbeit gezeigt habe, bildet *Aspergillus Oryzae* unter denselben Bedingungen wie *Aspergillus niger* nur die Auflagerungen an der Innenseite der Zellwand, die äußeren jodpositiven Hüllen und Krusten fehlen, weil auch die Nährlösung jodnegativ ist. Beim Kochen sorgfältig gewaschenen Myzels geht nun nach und nach alle jodpositive Wandeinlagerung in Lösung, ohne daß eine sichtbare Auflösung der Wandverdickungen bemerkbar wäre. Das Filtrat des Kochwassers gibt nun Stärkereaktion, bei Behandlung mit Diastase bleibt sie aber aus. Wir dürfen jedenfalls ohne Fehler von dem Verhalten des *Aspergillus Oryzae* auf das des *A. niger* schließen und können daher behaupten, daß es sich um Einlagerung löslicher Stärke in nicht näher untersuchte Wandverdickungen handelt. Über die hier beschriebenen Verhältnisse klärt Figur 3 auf.

Diese stark dickwandigen Zellen sind nur zum Teile tot, denn es wurden viele isolierte, jodpositive Zellen zum Keimen gebracht, wie ich bereits in der erwähnten früheren Arbeit nachgewiesen habe.

Bevor wir nun zu den anderen Wirkungen der Säure übergehen, sollen die Verhältnisse der Konidienträger zur Darstellung gelangen. Junge Decken färben sich zu Beginn der Entwicklung der Konidienträger mit Jod stark blau, obwohl die Oberseite der in diesem Stadium noch blendendweißen Decken mit Säure nicht in Berührung kommt. Der Pilz ist also in allen seinen Teilen von der löslichen Stärke durchtränkt, die Wirkung der Säure durchdringt demnach den ganzen Pilz. Die Blaufärbung der weißen Deckenoberseite beruht auf dem eigenartigen mikrochemischen Verhalten der jungen Konidienträger. Diese Konidienträger, welche je nach der Säurenmenge steril bleiben oder nur teilweise fertil werden, färben sich in ihren unteren Teilen teilweise so intensiv blau, daß in vielen Fällen unter dem Mikroskop von einer Differenzierung zwischen Wand und blauem Plasma keine Rede mehr sein kann. In weniger stark gefärbten Teilen erkennt man deutlich eine äußere, ungefärbte äußere Wand, dann folgt eine intensiv blaue Zone und schließlich ein innerer, oft weniger stark gebläuter Teil, welcher manchmal einzelne blaue Körnchen oder Klumpen von besonders starker Färbung enthält.[1]) Da hier die eigentliche Wand ungefärbt ist, erkennt man deutlich, daß die Bläuung dem Plasma und besonders seinen äußeren Teilen angehört, zumal sich auch öfters in der Zelle Stärkekörnchen nachweisen lassen. Vielfach

[1]) Diese Differenzierung ist jedoch mit Jod allein nur selten zu erkennen, sie tritt meist erst bei Behandlung mit Chlorzinkjod hervor.

wechseln blaue Stellen mit gelbgefärbten ab, es ist also die Verteilung der löslichen Stärke sehr ungleichmäßig; in seltenen Fällen erkennt man deutlich mitten im Konidienträger einzelne blaue Körperchen ganz isoliert in dem gelbgefärbten Plasma. In den oberen Teilen der Konidienträger fehlt stets jede Stärkereaktion. Vielfach erkennt man, daß der äußeren, sehr gut charakterisierten Wand eine eigenartige, höchst unregelmäßig gelappte und ausgebuchtete, stark glänzende, jodnegative Schicht aufgelagert ist, welche oft fast die ganze Zelle bis auf Spuren ausfüllt. Diese Auflagerung erscheint vielfach dann, wenn die Säurekonzentration zur Stärke-



Figur 4.

a) Unterer Teil eines Konidienträgers mit blauen Massen. *b)* Bei *x* Konidienträger tiefblau; bei *y* einzelne blaue Körperchen. *c)* und *d)* Teil eines Konidienträgers mit den eigenartigen Wandverdickungen, bei *c* jodnegativ und blaue Körner im Innern, bei *d* jodpositiv (in verschiedenem Maße). Das Zellumen punktiert, teilweise unterbrochen. *e)* Teil eines Konidienträgers mit farbloser Wand, bei *x* einzelne blaue Punkte, bei *y* eine hellblaue größere Stelle mit tiefblauen kleinen Einschlüssen. (Aus 15% Weinsäure; Pepton.)

bildung nicht ausreicht und scheint der Vorläufer der Stärkebildung zu sein; es ist wahrscheinlich eine dextrinartige Auflagerung (Figur 4).

Die Bläuung der Konidienträger erscheint besonders scharf mit Chlorzinkjod; dann verquillt gewöhnlich der ganze Zellinhalt zu einer gleichmäßig blauen, undifferenzierten Masse; nur an einzelnen Stellen erkennt man besonders dicke, blaue Klumpen

noch heraus, die eben durch ihre ganz besonders intensiv blaue Farbe auffallen. Es heben sich dann durch die Behandlung mit Chlorzinkjod alle Einzelheiten an den Stellen, wo der Stärkegehalt schwankt und wo die Stärke ungleichmäßig verteilt ist, recht scharf hervor. Durch die Quellung erhält der Konidienträger einen oft vielfach vergrößerten Durchmesser gegenüber einem normalen.

Doch unterbleibt in jungen Konidienträgern oft die Quellung gänzlich. Die gequollene Wand ist jodnegativ, erscheint als sehr hell und nimmt nur selten mit Jod einen ganz geringen rötlichvioletten Farbton an. Wie die Wand, so verquillt auch der ganze



Figur 5.

Teile von Konidienträgern nach Behandlung mit Chlorzinkjod. Bei *a* unterbrochene Bläuung, bei *c*, *d*, *e* an den Enden der verquollene, gebläute Zellinhalt als undurchsichtbare Masse herausfließend; *b* zeigt deutlich 3 Schichten, eine äußere farblose, eine mittlere intensivblaue und eine innere schwächer blaue; *f* das ganze Zellinnere zu einer gleichmäßig blauen Masse verquollen. Aus Würze + H_2SO_4) *a*—*e* aus 20% Zitronensäure.

Zellinhalt der Konidienträger, aber diese verquollene Masse färbt sich vielfach so tiefblauschwarz, daß überhaupt keinerlei Einzelheit zu erkennen ist und wie sich kaum jemals Zellulose mit Jod und Schwefelsäure färbt. Diese Färbung ist nur in den unteren Teilen der Konidienträger vorhanden, die oberen sind jodnegativ.

An den Stellen mit geringerem Stärkegehalt lassen sich scharf drei Schichten unterscheiden, nämlich

1. die meist gequollene farblose Wand,
2. ein tiefblauer, verschieden stark gequollener Wandbelag als äußerste Schicht des Plasmas und
3. das eigentliche mehr oder minder stark blaue Plasma mit oft vielen verquellenden, dunkelblauen Körnern von verschiedenster Größe, doch nie größer als eine Konidie.

Besonders stark tritt die Quellung der Stärke auf und wird dann prachtvoll als zähflüssige blaue Masse sichtbar, wenn die Konidienträger an irgendeiner Stelle abgerissen oder sonst zerstückelt sind. Dann kann man unter dem Mikroskop den Zellinhalt als träge, flüssige, tiefblaue Masse unter dem Quellungsdruck von Wand und Stärke hervorfließen und an der Öffnungsstelle der Zelle sich als tiefblaue, unförmliche Masse von oft beträchtlicher Größe ausbreiten sehen. Es endet dann die Zelle mit einem unförmlichen, verquollenen Pfropf. In vielen Fällen, d. h. bei Gegenwart von viel Stärke ist in dem Stärkepfropf keinerlei Einzelheit zu erkennen, in anderen sieht man eine blaue verquollene Masse mit verschieden stark gefärbten Körnchen von verschiedenster Größe. Es sind das mit Stärke durchsetzte Eiweiß(?)körper, welche entweder in Chlorzinkjod überhaupt nur schwer quellen oder noch nicht gequollen sind.

An den Wänden erkennt man häufig innerhalb und außerhalb der Zelle blaue, körnige Auflagerungen, welche teilweise nur schwer quellen, sie scheinen von einer Hülle umgeben zu sein, welche das Eindringen von Chlorzinkjod verhindert. Derartige Hüllen wurden mehrmals beobachtet. Die wichtigsten der hier beschriebenen Fälle zeigt Abbildung 5.

In meiner schon erwähnten früheren Arbeit hat sich nun ein Fehler eingeschlichen, indem die Behauptung aufgestellt wurde, die Konidienträger des *Aspergillus niger* zeigen Zellulosereaktion. Es liegt offenbar eine Verwechslung von Säurekulturen mit Normalkulturen (ohne Säuren also) vor. Die jodpositiven Massen der Konidienträger sind ihrem Verhalten nach ebenfalls als lösliche Stärke zu bezeichnen, die eben wegen der Dicke der Wand nicht nach außen durchdringen konnten und sich dann in der Zelle anhäuften.

Wir müssen nun noch ein wichtiges Gebiet der Säurewirkung besprechen, nämlich die formbestimmende Wirkung der Säuren auf die Gestaltung der pflanzlichen Zelle. Unter dem Einflusse der Säure bilden sich nämlich zahlreiche stark veränderte Zellen, welche als Blasen- und Riesenzellen zu bezeichnen sind.

Wehmer[1]) hat sie bei *Aspergillus fumigatus* und *Penicillium variabile* beschrieben und abgebildet; Ritter erwähnt sie von Mucoraceen, bei *Aspergillus Oryzae* wurden sie von mir schon beschrieben. Bei *Aspergillus niger* und *A. glaucus, Cladosporium Oidium* und *Scopulariopsis* habe ich sie unter dem Ein-

[1]) Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1913. S. 261 ff.

flusse der Säure mit Regelmäßigkeit auftreten sehen. Bei *Aspergillus niger* treten sie erst in älteren Kulturen auf oder sofort, wenn man ihn in stark mit Mineralsäuren versetzten Nährlösungen, also bei einer hohen Wasserstoffionenkonzentration keimen läßt; z. B. in Dextrose-Asparaginlösung, wobei zu 25 ccm 2,5—3 ccm Normalsalzsäure zugegeben wurden. Dann treten die eigenartigsten Zellformen auf, von fast unverändertem, normalen Myzel bis zu direkt hefeähnlichen Sproßverbänden untermischt mit Riesenzellen; diese Verhältnisse sind auf Figur 3 dargestellt.

Bei der Bildung solcher Riesenzellen, oder wie man es gelegentlich sieht, geradezu hefenähnlicher Verbände, handelt es sich um Säurewirkung. Obwohl diese Beziehung ganz klar ist, kommt sie keineswegs in der Literatur stets richtig zum Ausdruck, wurde also nicht immer scharf erkannt. Es sei nur ein ganz klarer Fall erwähnt. Das ziemlich säurescheue *Cladosporium* bildet unter dem Einflusse der Säure, wie diese bei Ernährung mit Ammonsalzen der stärkeren Säuren sich stets bildet, Blasen- und Riesenzellen der verschiedensten Art; das hat schon Laurent beobachtet. Er gibt an, daß bei Ernährung mit Nitrat die typische Form, daß dagegen bei Ernährung mit Ammonsalzen die „*Dematium*-form" besser auskomme. Diese Verkennung der Säurewirkung wurde dann zu phylogenetischen Schlüssen benützt und *Cladosporium* und *Dematium* in verwandtschaftliche Beziehungen gebracht, welche gar nicht existieren. Noch heute wird dieser nicht vorhandene Zusammenhang zwischen *Dematium* und *Cladosporium* auf Grund der Laurentschen Beobachtung in der Literatur weiterverbreitet.[1]) Beneke[2]) hat die Angaben Laurents zwar gemildert, aber keineswegs völlig richtig gestellt, obwohl er auf die Säurewirkung hinweist. In ausgedehnterem Maße kann man Säurewirkung natürlich bei sehr säurescheuen Pilzen beobachten, als solcher ist z. B. *Scopulariopsis*[3]) zu betrachten, welcher bei Ernährung mit Ammonsalzen Riesenzellen in unglaublicher Menge bildet, besonders in der Tröpfchenkultur.

Wir sehen also allgemein die formbestimmende Wirkung freier Säuren, d. h. der H + Jonen als dem wirksamen Bestandteil der Säuren. Auf die allgemeinere Gültigkeit von dem Satze, daß Säuren weitgehend formbestimmend wirken, hat zuerst Wehmer hingewiesen. (Ber. deutsch. bot. Ges. 1913. S. 267.) Die Gültigkeit dieses Satzes suchte Küster in allerneuester Zeit zu bezweifeln. (Pathol. Pflanzenanatomie. 2. Aufl. 1916. S. 371.) Wie mir scheint, besteht dieser Zweifel zu Unrecht. Jedenfalls spielen die H + Jonen eine beträchtliche Rolle in dem angedeuteten Sinne; ob diese Rolle nun direkt oder indirekt ist, soll nicht weiter erörtert werden. Jedenfalls möchte ich zum Beweise der vorgetragenen Ansicht hier eine kurze Übersicht des häufigeren

[1]) Z. B. Pflanzenschutz von Sorauer und Röhrig. 6. Aufl. 1915. S. 17.
[2]) Beneke in Lafar-Cohn. Handb. d. techn. Mykol. Bd. 1. S. 402.
[3]) *Scopulariopsis = Penicillium brevicaule* Sacc. als Sammelart.

Vorkommens von Riesen- und Blasenzellen geben, die unter der Wirkung der H + Jonen entstanden sind. Es sind in den verschiedensten Pflanzenfamilien eigentümliche Riesen- und langgestreckte Zellen beobachtet worden, ohne daß man versucht hätte, diese Erscheinung auf eine allgemeine Ursache zurückzuführen; man hat sich mit der Feststellung der beobachteten Tatsache begnügt, bis Wehmer[1]) den schon erwähnten Erklärungsversuch unternommen hat. Es sollen daher in folgender Übersicht einige recht bekannte (wenigstens zum Teil) Fälle aufgeführt werden, bei denen die Wirkung der Säure offenbar ist. Es sind das folgende Fälle:

Pflanzengruppe:	Riesen- oder langgestreckte Zellen:
Bakterien	Essigsäurebakterien. (Involutionsformen?)
Pilze	*Aspergillus fumigatus*, *Penicillium variabile*, *Aspergillus niger*, *Oryzae*, *glaucus*; *Oidium*, *Cladosporium*, *Scopulariopsis*, *Mycoderma*, Mucoraceen.
Algen	Nach Migula Längenwachstum verschieden gefördert.[2])
Höhere Pflanzen . . .	Citrone.

Die formgebende Wirkung der Säure führt zur Vergrößerung der Zelle; ob dabei Riesenzellen von Kugelform oder ob langgestreckte Zellen auftreten, ist belanglos. In beiden Fällen handelt es sich um Vergrößerung der Zellen.

Die benützte Nährlösung schwankte in ihrer Zusammensetzung bei den zahlreichen Versuchen naturgemäß in weiten Grenzen. Es wurden sowohl die Kohlenstoff- wie die Stickstoffverbindungen in sehr verschiedener Konzentration gewählt. Dabei ist zu beachten, daß, wenn z. B. die bei der Eiweißbildung entstehende Säure aus dem Verbrauch von Ammonsalzen stammt, dann z. B. bei Anwendung größerer Ammonsalzmengen nach dem Massenwirkungsgesetz die Dissoziation der freien Säure beträchtlich zurückgedrängt sein muß. Man wird also gelegentlich trotz sehr hoher Säuremengen (Titrationssäure, potentielle Säure) doch die erwartete Bildung löslicher Stärke nicht erhalten, weil eben die Dissoziation zurückgedrängt ist. Die Wasserstoffionenkonzentration, also der aktuelle Teil der Säure ist in diesem Falle zu gering, um sich geltend zu machen. Wir werden in mehreren Fällen auf diese Erscheinungen zurückkommen. Auf diese Verhältnisse ist bis jetzt in der Literatur noch viel zu wenig geachtet worden. Wenn z. B. der eine Autor 1 % Ammonsalz (z. B. Wehmer oder Czapek) anwendet, andere mit 0,5 % (Brenner)

[1]) Ber. deutsch. bot. Ges. 1913. S. 267.

[2]) Über den Einfluß stark verdünnter Säurelösungen auf Algenzellen. [Inaug.-Diss.] Breslau 1888.

oder noch weniger arbeiten, so müssen schon aus den angeführten Gründen die Säurewirkungen sich sehr verschieden gestalten; es muß infolgedessen die Vergleichbarkeit der Resultate leiden. Die Nährlösungen erhielten 0,5 % KH_2PO_4 und 0,5 % $MgSO_4$; es sind das Konzentrationen, die in späteren Arbeiten auf 0,25 % KH_2PO_4 und 0,12 % $MgSO_4$ erniedrigt worden sind. Geimpft wurde mit dem Platindraht oder mit einer lanzettförmigen Nadel mit einer reichlichen Menge von Sporen.

Im folgenden sind nun die Ergebnisse der zahlreichen Versuche dargestellt. Die Bildung löslicher Stärke in der Nährlösung ist durch + (deutlich), ++starkblau, (+) eben erkennbar angezeigt. Auch ist teilweise auf die Konidienbildung zurückgegriffen, um die Säurewirkung möglichst vollständig erscheinen zu lassen. Die vorhandenen Mengen der potentiellen Säure (Titration) und der aktuellen (p. H., Wasserstoffionenkonzentration) sind nur in einzelnen Fällen angegeben. Ich verweise hier auf die Arbeiten von Boas und Leberle (2); hier befinden sich zahlreiche einschlägige Messungen.

II. Abschnitt.

I. Versuche mit Zuckern.

a) Ammonsalze als Quellen der für die Stärkebildung notwendigen Säuren.

Bevor wir zu den Ergebnissen der Einzeluntersuchung der verschiedenen Kohlenstoffquellen übergehen, sollen noch die Punkte angeführt werden, welche für das Zustandekommen einer Stärkereaktion als ausschlaggebend in Betracht kommen. Es sind dies:

1. Art und Menge der Kohlenstoffquelle,
2. Art und Menge der Stickstoffquelle (meist Ammonsalze der Mineralsäuren),
3. die Temperatur und
4. die Dissoziation der aus den Ammonsalzen abgespaltenen Säuren.

Außer diesen 4 wichtigen Bedingungen der Stärkebildung ist schließlich noch darauf hinzuweisen, daß die Größe der Kulturgefäße, die Oberfläche der Kultur und die Tiefe der Nährlösung eine gewisse Rolle spielen. Mit derselben Lösung erzielt man leichter mit kleinen Mengen eine scharfe Stärkebildung als mit großen; dies macht sich besonders bemerkbar bei Zuckern wie Maltose und Galaktose, welche nur wenig zur Bildung löslicher Stärke sich eignen. Die Einsaat wurde meist möglichst stark vorgenommen, um raschestens Stärkebildung zu erzielen; sonst spielt die Menge der Einsaat eine untergeordnete Rolle, namentlich bei Erntegewichtsbestimmungen. Darauf hat bereits Czapek hingewiesen.

Wir beginnen nun die Darstellung der Einzelergebnisse mit den Zuckern, und zwar mit den Hexosen.

1. Monosen.

Von den Monosen wurden untersucht: d-Glukose, d-Fruktose, d-Galaktose und Mannose. Es kamen nur die reinsten, im Handel sich befindlichen Präparate zur Verwendung, die von Merk-Darmstadt bezogen wurden. Von den untersuchten Hexosen eignen sich gut zum Übergang in lösliche Stärke: Glukose, Laevulose und Mannose; dagegen gelingt es nur schwer, Galaktose in lösliche Stärke überzuführen. Woran das liegt, ist nicht ganz klar. Eine mögliche Erklärung bieten uns die Strukturformen, die daher hier gleich angefügt werden sollen.

d-Glukose	Mannose	d-Fruktose	d-Galaktose
C—OH	C—OH	CH_2OH	C—OH
H—C—OH	OH—C—H	C—O	H—C—OH
HO—C—H	HO—C—H	HO—C—H	HO—C—H
H—C—OH	H—C—OH	H—C—OH	HO—C—H
H—C—OH	H—C—OH	H—C—OH	H—C—OH
CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH

Als gemeinsames Merkmal ist den leicht in Stärke übergehenden Zuckern: Fruktose, Dextrose und Mannose die Gleichheit des Halbzuckers

H—C—OH
|
H—C—OH
|
CH_2OH

eigen. Möglicherweise ist also dieser Rest maßgebend für den Übergang in Stärke.

Doch möchte ich hierauf nicht allzuviel Gewicht legen. Ein anderer Punkt erscheint mir als wichtiger. In den Nährlösungen findet sich meist Diastase in beträchtlicher Menge, da der Pilz Diastase in die Lösungen entsendet. Mit steigender Säurekonzentration wird natürlich die Diastase geschwächt und bei den hier in Frage kommenden Säuremengen ist die Diastase nur noch in Spuren wirksam oder ganz zerstört. Es ist nun eine Aufgabe einer eigenen Arbeit, festzustellen, wie die einzelnen Zucker auf die Zerstörung der Diastase bei hoher Säurekonzentration in den Nährlösungen fördernd oder hemmend einwirken. Wenn nun z. B. Maltose oder Galaktose selbst bei hoher Säurekonzentration schützend[1]) auf Diastase einwirken, oder vielleicht eine inten-

[1]) Vgl. hierzu: C. Oppenheimer: Die Fermente. 4. Aufl. 1. Bd. S. 288. Es scheint nach Wohl besonders Maltose, weniger Glukose zu schützen (gegen hohe Temperatur). Vielleicht kommen noch mehrere andere Gesichtspunkte hier in Betracht.

sivere Diastasebildung veranlassen als Saccharose, so sind immer gewisse Diastasemengen in der Nährlösung, um die Bildung löslicher Stärke zu verhindern. So würden sich die bemerkenswerten Differenzen zwischen Saccharose, Maltose oder Galaktose hinsichtlich ihrer Eignung für Bildung löslicher Stärke verständlich machen lassen. Doch sind hier noch eingehende Untersuchungen nötig.

Mit dem Alter der Kulturen sinkt als Folge der Proteolyse die Säurekonzentration in der Nährlösung, und dann kann die Diastase wieder wirksam sein; es verschwindet daher die lösliche Stärke.

Im folgenden werden nun die mit den einzelnen Kohlenstoffquellen erhaltenen Resultate näher aufgeführt. Von diesen Versuchen besitzen alle jene ein größeres Interesse, welche mit häufig benützten Nährlösungen ausgeführt wurden. Als solche sind z. B. alle mineralischen Lösungen zu erwähnen, die sich meist an die von Wehmer gegebene Zusammensetzung anschließen. Mit dieser sind in verschiedenen Abänderungen zahlreiche allgemein physiologische und ernährungsphysiologische Arbeiten durchgeführt worden. Die auf diese Weise erhaltenen Resultate sind dann häufig mit Ergebnissen verglichen worden, welche aus ganz anders zusammengesetzten Nährlösungen erhalten wurden. Im ersten Falle trat natürlich lösliche Stärke auf, auch fehlt oftmals jede Konidienbildung, in letzterem nicht. Es ist nunmehr aber klar, daß Kulturreihen mit derartigen physiologischen und morphologischen, bis jetzt stets übersehenen Differenzen nicht so völlig vergleichbar sein werden, als dies immer geschah, und daß die Ergebnisse also nicht als durchwegs einwandfrei betrachtet werden können, namentlich wenn die Versuche bei Temperaturen über Zimmertemperatur durchgeführt wurden. Mit einer im Grunde auf die Wehmerschen Angaben sich aufbauenden Nährlösung haben z. B. gearbeitet: Nikitinski, Oestling, Ekman, Pantanelli, Brenner, Richards, Czapek u. a.

Nach unseren bisherigen Anschauungen gehört Bildung löslicher Stärke nicht zu einem normalen Entwicklungsgang des *Aspergillus niger* (und anderer Pilze). Sodann wird durch Kultur in den mineralischen Nährlösungen schon bei ca. 25° die Konidienbildung stark verzögert oder ganz unterdrückt, was auch nicht als normal zu betrachten ist. Die Konidienbildung gehört aber doch wohl zu einem ungestörten Entwicklungsgang. Über diese geringere oder größere Störung der Konidienbildung ist man meist mit dürren Worten hinweggegangen. Aus diesen Gründen besitzen daher die Versuche mit den als normal geltenden Nährlösungen ein größeres Interesse. Sie zeigen, welch' eine Reihe von Schwierigkeiten sich bei selbst verhältnismäßig einfach erscheinenden Aufgaben einstellen und besonders bei vergleichenden Arbeiten berücksichtigt sein wollen.

a) Versuche mit d-Glukose.

Als erstes Versuchsresultat sei eine Kulturserie angeführt, welche mit der von Wehmer[1]) benützten Nährlösung durchgeführt wurde; sie enthält auf 1000 H_2O 50 g Glukose, 10 g Ammonnitrat, 2,3 g saures Kaliumphosphat, 1,2 g Magnesiumsulfat und Spuren von Eisen- und Kalziumchlorid. Die erhaltenen Ergebnisse zeigt Tabelle 1; dabei bedeutet — keine Bläuung der Nährlösung mit Jod, + eine deutliche, ++ eine sehr starke. tiefdunkle Bläuung. Gleichzeitig ist der Einfluß der Temperatur zu erkennen.

Tabelle 1.

Beginn des Versuches 23. II. 1917.

Temperatur:	Reaktion der Nährlösung mit Jod am:				
	24. II.	25. II.	26. II.	27. II.	28. II.
1,5 °/0 C	—	+ + Starke, schneeweiße gefaltete Decke	+ + Einzelne Konidienträger	+ + Lockere Decke von Konidienträgern	+
6—27,5 ° C	—	+ Schneeweiße starke Decke	+ + Reichliche, aber lockere Konidienträger	+ Abbau. Prachtvoll rotviolett	— Viele große Konidienträger
immertempeitur[2]) ca. 18 °	—	— Dünne weiße Decke	— Starke Decke	— Beginn der Konidienbildung	— Lockere Konidiendecke
immertempeitur -3 ccm nHNO$_3$ 0 ccm Lösung)	—	— Keine Keimung	—	—	28. II.: Beginn der Keimung — ; 1. III.: do. — ; 2. III.: Weiterentwicklung — ; 3. III.: +

Diese Zusammenstellung zeigt klar den starken Einfluß der Temperatur, denn bei 31,5° C beträgt die Dauer der Stärkereaktion 4 Tage, bei 27° C nur noch 3 Tage; dabei ist auch die Intensität bei dieser Temperatur beträchtlich geringer. Von besonderem Interesse ist aber, daß bei Gegenwart von freier Säure auch bei Zimmertemperatur Stärkebildung eintritt; allerdings erst nach 7 Tagen. Es dürfte demnach der Schluß gerechtfertigt sein, daß bei Gegenwart einer bestimmten Menge freier Säure bei jeder Temperatur aus jeder beliebigen Zuckermenge (bzw. jeder geeigneten Kohlenstoffquelle) Stärkebildung erfolgt.

[1]) Botan. Zeitg. 1891. S. 272.

[2]) Kolben im Licht.

Es ist indessen keineswegs nötig, die Stickstoffquelle in einer Menge von 1 % anzuwenden, man kann bereits mit wesentlich weniger Ammonsalz (bzw. Säure) eine kräftige Stärkereaktion erzielen, wie der folgende Versuch zeigt. Allerdings ist hier die Konzentration der C-Quelle von 5 auf 7,5 % erhöht. Zum Vergleiche ist ein Versuch mit Bromammon als N-Quelle mit angefügt.

Tabelle 2.

Temperatur 31,5° C; Volumen der Lösung 30 ccm; 0,5 % Kaliumphosphat; 0,25 % Magnesiumsulfat. Beginn des Versuches: 13. II. 1917, 10 Uhr vormittags.

N-Quelle	Reaktion der Nährlösung mit Jod am:								
	14. II.	14. II.	15. II.	16. II.	17. II.	18. II.	19. II.	20. II.	21. II.
Ammonnitrat in %	9 Uhr Vormittag	5 Uhr Nachmittag							
0,14 %	—	—	—	—	.	.	.	.	.
0,28 %	—	—	— Viele Konidien	.	.	.	.	.	.
0,60 %	—	—	+ Wenig Konidien	++	—	.	.	.	.
0,86 %	—	—	+ Wenig Konidien	++ .	— Wenig Konidien. Myzel noch schwach +	.	.	.	.
1,4 %	—	+	++	++	+ Beginn der Konidien-bildung	(+) Spur! Viele Konidien	—	.	.
2,5 %	+	+	++	++!	++	++	++	(+) Spur	—
				Keinerlei Konidienbildung					
5 %	+	+	+	++	++	++	++	++	+ } Keine[…] Bildun[…] Koni[…]
10 %	? (Unsichere Reaktion)	?	+	+	++	++	++	+	+
N-Quelle Bromammon in %	.		.	.	.	.	.	.	.
0,25 %	—	—	— Viele Konidien	—	.	.	.	.	.
3,5 %	+ ganz schwach	+	+	++	++	+ Stark im Abnehmen!	+ Schwach!	+ Keinerlei Konid[…] Schneeweiße starke De[…]	+ Spur

Diese Tabelle zeigt erstens den Einfluß der Konzentration der N-Quelle. Unter einer bestimmten Menge Ammonsalz, welche Menge je nach der C-Quelle nach oben oder unten sich verschiebt, tritt keine Stärkereaktion auf. Es wird, was ohne weiteres einzusehen ist, bei zu geringer Ammonsalzmenge eben zu wenig freie Mineralsäure gebildet, so daß das zur Stärkebildung nötige Säurequantum nicht vorhanden ist. Mit steigender Menge der N-Quelle erhöht sich bei genügender Kohlenstoffmenge die Intensität und die Dauer der Stärkereaktion; das Optimum liegt nach der Tabelle bei 5 % Ammonsalz. Zweitens ergibt sich, daß die Stärkereaktion bald ein Maximum erreicht und daß nach einiger Zeit der Abbau der gebildeten Stärke einsetzt. Dabei treten bläulichviolette bis rötlichviolette und zuletzt gelblichrote Töne auf. Der Abbau hält namentlich bei höheren Temperaturen und bei hohen Säuregaben (vgl. weiter unten: organische Säuren) sehr lange an, da hier die Diastase der Nährlösung zu sehr geschwächt ist. Den ganzen Verlauf des Abbaues und den Einfluß der Temperatur zeigt genauer die folgende

Tabelle 3.

Konzentration der C-Quelle: 5 %. N-Quelle: Bromammon 3 %. Beginn des Versuches: 4. XII. 1916.

…npe-…ur:	Reaktion der Nährlösung mit Jod am:												Dauer der Stärkereaktion.
	5. XII.	6. XII.	7. XII.	8. XII.	9. XII.	10. XII.	11. XII.	12. XII.	13. XII.	14. XII.	16. XII.	23. XII.	
…° C	—	+	+	+	+	+	+	+ Abbau	(+) Spur	(+) Spur	—	—	ca. 7½ Tage
…° C	(+) Unsichere Reaktion	+ +	+ +	+ +	+ Abbau	+	(+) Spur	Rotbraun	—	—		—	ca. 7 Tage
…° C	+	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	+ Abbau. Roter Einschlag!	+	+	+	(+) Spur	(+) Spur	Mindestens 10 Tage
…erg. …ni- …us)	+	+	+	+ +	+	+	+	+	+	+	+	(+) Spur	ca. 18 Tage

Der Abbau tritt natürlich bereits früher ein, als er durch die Tüpfelprobe erkannt wird. Es müßte in jedem Falle eine genaue kolorimetrische Analyse gemacht werden, was zuviel Zeit beansprucht. Am Nachlassen der Bläuung und am Auftreten rötlichvioletter Töne ist der Eintritt für vergleichende Zwecke scharf genug zu erkennen. Bei höherer Temperatur (38° C) vollzieht sich der Abbau sehr langsam, er braucht z. B., wie aus obiger Tabelle ersichtlich ist, bei 38° ca. 5 Tage, während bei 30° in 2 bis 2½ Tagen jede Bläuung verschwunden ist. Es ist dies auf

eine Schädigung des Enzyms durch die Säure bei der hohen Temperatur zurückzuführen.[1])

Schließlich ist noch festzustellen, welche Menge Glukose im Minimum vorhanden sein muß, damit überhaupt noch in der Nährlösung eine Stärkereaktion erhalten wird. Darüber klärt die folgende Tabelle 4 auf.

Tabelle 4.

Temperatur 31° C. 25 ccm. N-Quelle: 4 % Ammonnitrat. Beginn des Versuches: 14. II. 1917.

C-Quelle in %:	Reaktion der Nährlösung mit Jod am:			
	15. II.	16. II.	17. II.	18. II.
0,4 %	—	— Fast volle normale Decke	—	—
0,6 %	—	— } Fast normale Decke	—	—
0,8 %	—	— } Fast normale Decke	—	—
1,2 %	—	— } Fast normale Decke	—	—
1,6 %	—	(+) Spur. Weiße Decke	+ (Schwach) Wenig Konidien	—

Bei einem großen Überschuß von Ammonsalz genügen also 1,6 % Dextrose, um die Bildung löslicher Stärke zu ermöglichen. Setzen wir aber der Nährlösung von Anfang an genügende Säuremengen zu, so tritt offenbar bei jeder Zuckerkonzentration lösliche Stärke auf, wie an der folgenden Tabelle gezeigt werden soll. (Vgl. Tabelle 5.)

Tabelle 5.

50 ccm. 1,7 % Asparagin. Beginn des Versuches: 20. II. 1917.

C-Quelle in %	Reaktion der Nährlösung mit Jod am:		
	21. II.	22. II.	23. II.
Saccharose 2 %	(+) Spur Rotviolett!	— Mäßige Konidienbildung	—
0,8 %	(+) (Spur; aber deutlich blau)	— Konidienbildung	—
0,6 %	+	+	—
0,32 %	+ (Spur)	+ (deutlich)	— Wachstum gering!
0,16 %	(+) Sehr unscharf	—	— Wachstum gering
Laevulose 2 %	? } Offenbar schon vorüber!	—	—
0,8 %	? } Offenbar schon vorüber!	—	—
0,6 %	+	—	—
0,32 %	+	+ (Spur)	—
0,16 %	+	+	—

[1]) In gewissen noch nicht näher untersuchten Fällen dauert die Stärkereaktion der Nährlösung 2—3 Monate (und vielleicht sogar noch länger).

In diesem Falle war d-Fruktose die Kohlenstoffquelle. Zum Vergleich wird Saccharose mit angeführt, da beide Kulturreihen gleichzeitig zur Beobachtung kamen. Als aktivierende Säure diente Salpetersäure, es wurden auf 50 ccm einer Zucker-Asparaginlösung 3 ccm Normalsäure zugesetzt. Das Weitere ist aus der Tabelle ersichtlich.

Aus der vorstehenden Tabelle ist zu ersehen, daß *in „Säurekulturen", also bei Zufügung freier Säure zur Nährlösung schon bei der Impfung, so daß schon die Keimung unter dem Einflusse hoher Säuremengen steht, jede auch noch so kleine Zuckermenge zur Stärkebildung hinreicht. Es ist dies ein wesentlicher Unterschied gegenüber einer gewöhnlichen Ammonsalzkultur.* Andererseits haben wir schon gesehen (Tabelle 4), daß durch Erhöhung der Ammonsalzkonzentration die Konzentration der Zuckermenge etwas heruntergedrückt werden kann, indem bei Gegenwart von 4 % Ammonnitrat 1,6 % Dextrose gerade noch eine geringe Stärkebildung eintritt. Es bleibt nun als letzte Frage noch übrig, festzustellen, wieweit unter Einhaltung der bei gewöhnlichen Ernährungsversuchen üblichen Ammonsalzkonzentration (1 % im Anschluß an *Wehmer*) die Zuckerkonzentration fallen muß, um keine Stärkebildung mehr eintreten zu lassen. Diese Frage hat besonderes Interesse im Hinblick auf den Wunsch, eine Nährlösung zu erhalten, welche zu keiner besonderen nachteiligen Wirkung, sei es Säurewirkung, sei es Stärkebildung, Anlaß gibt, so daß also stets, auch bei erhöhter Temperatur, rasch Konidienbildung eintritt. Die Resultate der diese Frage betreffenden Versuche zeigt die folgende Übersicht. Es wurden gleichzeitig Dextrose, Laevulose und Saccharose mit Ammonchlorid und Ammonnitrat geprüft,

Zuckerkonzentration	Ammonsalz-Konzentration	Resultat mit Jod
a) Dextrose		
5 %	0,5 %	Myzel, Nährlösung und Basalteile der Konidien völlig jodnegativ. Konidienbildung rasch und kräftig. (Nur recht selten einige jodpositive Basalteile der Konidienträger vorhanden, was aber keinen Einfluß auf die rasche Bildung einer schwarzen Decke hat.)
	1 %	
2 %	0,5 %	
	1 %	
	2 %	
3 % (hier auch Laevulose 2 %)	0,5 %	
	1 %	
	2 %	
b) Saccharose		
3 %	1 % (hier alle 3 Ammonsalze geprüft, also auch Ammonsulfat)	Myzel und Nährlösung stark jodpositiv; verhältnismäßig schwach nur bei Ammonsulfat! Konidienbildung stark gehemmt. Reaktion tritt noch bei 25° C ein, wenn auch einen Tag später und schwächer!
2 %	(0,5 % Chlorammon)	
1 %	(0,5 % Chlorammon)	

also mit den Salzen der zwei wirksamsten Säuren. Die Temperatur betrug 25° bzw. 31° C, das Volumen 25 ccm in 50 ccm Erlenmeyerkolben.

Es tritt also bei Verwendung von Dextrose und Laevulose keine Stärke und keine Andeutung einer Säurewirkung mehr auf; während Saccharose unter gleichen Bedingungen reichlich Stärkebildung und Säurewirkung erkennen läßt. Saccharose ist also besonders geeignet, die Bildung löslicher Stärke zu fördern. Die Konstatierung dieser Tatsache ist von Wichtigkeit für die Beurteilung der Czapekschen Ernährungsversuche. Denn Czapeks Nährlösung bestand aus 3 % Saccharose und 1 % Stickstoffquelle, also einer für Säurewirkung sehr geeigneten Nährlösung.

Es ist nun noch ganz kurz auf die verschiedene Wirkung der einzelnen Ammonsalze hinzuweisen. Diese verschiedene Wirkung ist die Folge der verschieden großen Dissoziation der abgeschiedenen Mineralsäuren; was sich sowohl im Wachstum des Myzels, wie in der Intensität der Stärkebildung bemerkbar macht. Der folgende einfache Versuch zeigt dies ganz deutlich. Bei solchen vergleichenden Versuchen über die Wirkung von Ammonchlorid, Sulfat-Nitrat und -Phosphat[1]) ist indessen zu bedenken, daß es nicht ohne weiteres angängig ist, gleiche prozentuale Salzmengen anzuwenden; denn da 0,4 g Ammonsulfat gleichviel Stickstoff enthalten wie 0,324 g Ammonchlorid und 0,242 g Ammonnitrat, so muß sich die Nährlösung bei der Verschiedenheit der Dissoziation der einzelnen Säuren, wenn der Pilz in gleichen Zeitintervallen bei vergleichenden Versuchen gleichviel Stickstoff verbraucht, mit ungleich wirksamer freier Mineralsäure anreichern, es muß also ein nicht ganz vergleichbares Resultat erhalten werden. Aus zahlreichen Versuchen geht nun hervor, daß Ammonnitrat und Bromammon sich sehr gut eignen, die Stärkebildung einzuleiten. Dann folgt Chlorammon und schließlich Ammonsulfat.

17 % Glukose, 2 % Ammonsalz. Temperatur 31° C. Beginn des Versuches: 28. XI. 1916 früh 9 Uhr.

N-Quelle:	Reaktion mit Jod am:	
	29. XI.	30. XI.
Chlorammon:	Nährlösung — — Myzel schwach + Entwicklung schwach.	Nährlösung und Myzel } stark +
Bromammon:	Nährlösung (+) unsicher Myzel stark + Entwicklung stark.	Nährlösung und Myzel } stark +
Ammonsulfat:	Nährlösung — — Myzel schwach + Entwicklung stark.	Nährlösung und Myzel } schwach +

[1]) Ammonphosphat (saures Salz!) wurde nicht weiter in Betracht gezogen, da es nicht im Stande ist, die Stärkebildung in der Nährlösung einzuleiten, die abgeschiedene Phosphorsäure ist eben zu schwach dissoziiert.

Doch sind die Differenzen zwischen den einzelnen Salzen sehr gering, und da die Wirkung nur mehr oder wenig genau kolorimetrisch beobachtet werden kann, so haftet allen Resultaten dieser Art eine gewisse Subjektivität an. Einzig bei Verwendung von Ammonsulfat treten etwas stärkere Unterschiede auf; insofern als das Wachstum stärker gefördert erscheint. Die Stärkebildung dagegen tritt etwas an Intensität zurück gegenüber Ammonchlorid oder Ammonnitrat. Einen kleinen Überblick gewährt schließlich vorstehende Tabelle 6.

d-Fruktose.

Damit ist das Verhalten der d-Glukose im allgemeinen als erledigt zu betrachten. Die d-Fruktose schließt sich nahe an d-Glukose an. Es seien nur zwei Versuchsreihen besprochen, welche vergleichend Glukose und Fruktose behandeln. Es erhellt aus der Übersicht der beiden Zucker und der zwei Ammonsalze (Tabelle 6): Ammonchlorid und Ammonnitrat, daß die Kombination Laevulose-Ammonnitrat etwas schneller Stärkereaktion gibt als Chlorammon (5 % Ammonsalz) und daß im übrigen keine Differenz zwischen den beiden Zuckern besteht.

Vom ernährungsphysiologischen Standpunkt aus ist es von besonderem Interesse zu wissen, bei welchen Grenzkonzentrationen der Ammonsalze bei Gegenwart von 5 % Dextrose oder Laevulose gerade keine Stärkebildung mehr eintritt; denn damit wird dann auch die Konidienbildung kaum mehr verzögert. Man erhält also normale schwarze Decken, wenn auch dieselben vielfach noch nicht so massig schwarz sind, wie man es auf Bierwürze oder Zuckerpepton gewöhnt ist. Diese Grenzzahlen lauten für 5 % Dextrose:

Ammonsulfat	0,40 %	Temperatur 31° C.
Ammonchlorid	0,22 %	
Ammonnitrat	0,35 %	
Ammonbromid	0,30 %	

Völlig unterdrückt ist damit aber jegliche Stärkebildung noch nicht. Zwar gibt weder Nährlösung noch Decke Jodreaktion, aber in den unteren Teilen der Konidienträger findet man immer noch geringe Stärkemengen; die Stärkebildung erfolgt also bei Gegenwart reichlicher Kohlenstoffmengen bereits bei recht geringen Säuremengen.

Aus dieser Feststellung ergibt sich, daß die Bläuung der Nährlösung mit Jod kein zuverlässiger Maßstab für die Störung des Stoffwechsels ist, sie deutet nur die allergröbsten Eingriffe an. Bei geringerer Störung gibt noch die Myzeldecke Bläuung, und wenn beide Reaktionen unterbleiben, so ist damit das völlige Verschwinden der Stärkebildung noch nicht gesagt. Die empfindlichsten Orte für den Nachweis einer Störung des Stoffwechsels sind die unteren Teile der Konidienträger; hier kann man

Tabelle 6. **Vergleichender Versuch mit Dextrose und Laevulose, Ammonchlorid und Ammonnitrat.**[1])

Beginn des Versuches: 18. XII. 1916. Flüssigkeitsmenge 30 ccm, Temperatur 33 ° C.

Kohlenstoff-quelle:	N-Quelle:	Reaktion der Nährlösung gegen Jod am:									Bemerkungen:
		19. XII.	20. XII.	21. XII.	22. XII.	23. XII.	24. XII.	25. XII.	26. XII.	27. XII.	
Dextrose (7,5 %)	NH_4Cl 1,19 %	—	+ Spur Konidien	+ schwach Konidien	+ rötlich violett	—	—	.	.		volle schwarze Decke
Dextrose	5 %	—	+	+ schwach Konidien	+	+ schwach	+	+ rötlich violett	+	(+) Spur	wenig Konidien
Dextrose	8,33 %	—	+	+	+	+	+	+	+	(+) Spur	schneeweiße Decke Versuch abgebrochen
Dextrose (5 %)	13 %	—	?	+	+	+ schwach	?	Spur	—		
Dextrose	NH_4NO_3 1,19 %	—	+	+ Spur viele Konidien	—	—	.	.	.	.	volle schwarze Decke
Dextrose	5 %	+	+	+ +	+ +	+	+	+	+	—	keine Konidien, also hat Konidienbildung mit dem Abbau der Stärke nichts zu tun
Dextrose	8,33 %	?	?	+ schwach	+ schwach	+ schwach	+	+	+	Spur	
Laevulose (7,5 %)	NH_4Cl 1,19 %	?	+ + einzelne Konidien	+ viele Konidien	+ rötlich violett	+	—		.		normale Decke schwarz
Laevulose	5 %	?	+	+	+	+	+	+ schwach	+	Spur	schneeweiße Decke
Laevulose	8,33 %	?	?	+	+ schwach	+ schwach	? (+)	? (+)	Spur	Spur	schneeweiße Decke
Laevulose	NH_4NO_3 1,19 %	? (+)	+	? viele Konidien	—	.	.	.	.	.	volle schwarze Decke
Laevulose	5 %	+	+	+ +	+ +	+	+	+	+	Spur	weiße Decke, wenig Konidien
Laevulose	8,33 %	?	?	+ schwach	+ schwach	+	+	+	+	.	schneeweiße Decke

[1]) Bei den höheren N-Mengen ist infolge Verdünnung der Ausgangszuckerlösung durch die größeren Mengen der [illegible]

daher noch bei ganz geringer Säuremenge Stärke nachweisen, selbst dann noch, wenn Nährlösung und Myzel keine Bläuung mehr ergeben. Erst wenn die Konidienträger keine Reaktion mehr zeigen, ist die wirkliche untere Grenzkonzentration gefunden. Die eben ausgeführten Zahlen sind also noch etwas zu hoch, da die Konidienträger noch Stärkereaktion zeigen.

Wir wenden uns nun der

d-Mannose

zu. Aus den wenigen Versuchen geht hervor, daß Mannose leicht in Stärke übergeht, wie folgende Tabelle erkennen läßt.

Tabelle 7.
Beginn des Versuches: 22. II. 1917.

	Reaktion der Nährlösung mit Jod am:					
	23. II.	24. II.	25. II.	26. II.	27. II.	28. II.
a) 31,5° C 10% Mannose 5% $(NH_4)_2SO_4$	—	+	++	++	(Rotviolett) + Abbau! Viele Konidienträger	—
5% Mannose 5% NH_4 Br.	—	++	++	++	++ Weiße, konidienlose Decke	+
b) 25—27° C 10% Mannose 5% (NH_4) Br.	—	+ (schwach)	+	+	+ Viele Konidien	—

Die Tabelle zeigt deutlich den Unterschied in der Wirkung der zwei verwendeten Ammonsalze bei 31,5° C trotz ungleicher Zuckermengen; es wirkt Bromammon rascher und stärker als Ammonsulfat.[1]) Sodann tritt der Einfluß der Temperatur deutlich hervor. Bei etwa 25° C ist die Bläuung nur schwach im Gegensatz zu 31,5° C, wo sie sehr intensiv erscheint.

d-Galaktose.

Wie schon eingangs erwähnt, eignet sich Galaktose wenig zu Versuchen über Stärkebildung. Noch mehr als bei den anderen Zuckern macht sich hier der Einfluß der Temperatur in förderndem Sinne bemerkbar. Sodann sind höhere Zuckerkonzentrationen nötig, um ein Resultat zu erhalten. Bei genügend langer Versuchsdauer erhält man schließlich dann ein positives Ergebnis. Etwas sicherer tritt Stärkereaktion ein, wenn statt der Kombination: Zucker-Ammonsalz die Zusammenstellung: Zucker-Asparagin-freie Mineralsäure wählt. In diesem Falle wirkt auf den Pilz gleich vom Momente der Keimung die zu-

[1]) Bromwasserstoffsäure ist eben viel stärker dissoziiert als Schwefelsäure!

gesetzte freie Säure ein; die wirksame Acidität ist damit schon mit Keimungsbeginn vorhanden. In allen ähnlich gelagerten Fällen, in welchen die mineralische Lösung versagt oder zweifelhafte Resultate gibt, bringt die Säurenährlösung dann ein gesichertes Ergebnis. Aus den zahlreichen Versuchen seien einige klare Fälle hier erwähnt.

Tabelle 8.

Galaktose: 15 %. Asparagin 1 %. Zugesetzte Säure: n HNO^3. Volumen: 25 ccm. Temperatur 37° C. Beginn des Versuches: 25. II. 1917 früh 10 Uhr.

Säuremenge in cm	Reaktion der Nährlösung mit Jod am:			
	26. II.		27. II.	28. II.
	Früh 10 Uhr	Nachm. 3 Uhr		
0,7 ccm n HNO_3	—	—	—	—
1 ccm	—	—	—	—
2 ccm	—	+ (deutlich)	+ Spur!	—

Bei der niedrigeren Temperatur von 31° C wurden folgende Ergebnisse erzielt:

Tabelle 9.

25 ccm Galaktose-Asparaginlösung. Beginn des Versuches: 25. II. 1917.

Reaktion der Nährlösung mit Jod am:					Reaktion der Nährlösung mit Jod am:				
Zugesetzte Säure	26. II.	27. II.	28. II.	1. III.	Zugesetzte Säure	26. II.	27 II.	28. II.	1. III.
n HNO_3	.	.	.	.	n H_2SO_4	.	.	.	.
0,5 ccm	? (+)	—	—	.	1 ccm	—	.	.	.
1 ccm	?	—	—	.	2 ccm	++	+	(+)	(+)
						schneeweiße Decke			
2 ccm	— Minimales Wachstum	+ Schwach	+ deutlich fast ++	++ schneeweiße Decke	3 ccm	Kein Wachstum			.

Im Vergleich mit den anderen Hexosen ist die Stärkebildung aus Galaktose schwach und von ganz geringer Dauer. Es bleibt also sicher, daß Galaktose nur ziemlich schwierig in lösliche Stärke übergeht.

II. Disaccharide.

a) Saccharose.

Die Saccharose ist eine ausgezeichnete Kohlenstoffquelle für viele Pilze, so auch für *Aspergillus niger*; auch in mineralischer Lösung, also ohne organischen Stickstoff. Dies läßt von vorneherein eine positive Stärkereaktion erwarten. Sodann wird Saccharose außerordentlich leicht in d-Glukose und Fruktose gespalten. Diese leichte Spaltbarkeit der Saccharose könnte möglicherweise der Grund für die reichliche Stärkebildung sein, denn der Pilz hätte eben bereits Dextrose und Laevulose vorgebildet in der Nährlösung. Um dieser möglichen Fälschung der Ergebnisse aus dem Wege zu gehen, wurden die Nährlösungen nicht sterilisiert; der Pilz fand also keinen Invertzucker vor; die Resultate sind daher eindeutig. Saccharose gibt auch unter diesen Vorsichtsmaßregeln äußerst leicht eine kräftige Stärkereaktion, wie die folgenden Versuche beweisen.

Zusammensetzung der Nährlösung: 100 Wasser, 5 g Saccharose, 0,5 g Ammonnitrat, 0,5 KH_2PO_4 und 0,20 Magnesiumsulfat.
Beginn der Versuche: 16. II. 1917.

Temperatur:	Reaktion der Nährlösung am:
a) 31°	17. II. + (Spur), 18. II. + + (stark), 19. II. + (schwächer), 20. II. — —.
b) 25°	17. II. — —, 18. II. — — Beginn der Konidienbildung, 19. II. (+) (Spur). Viele Konidien, 20. II. — — volle schwarze Decke.

Dieselbe Nährlösung mit 1,5 und 2,5 % Ammonnitrat statt 0,5 % ergab unter denselben Bedingungen folgende Resultate:

Temperatur:	Reaktion der Lösung mit Jod am:		
a) 31° C	a) 1,5 % N. 17. II. + 18. II. + + 19. II. + + 20. II. + + 22. II. + 23. II. (+) (Spur)	In beiden Fällen schneeweiße starkgefaltete Decke ohne jede Konidienbildung.	b) 2,5 % 17. II. + 18. II. + + 19. II. + + 20. II. + + 22. II. + 23. II. + (sehr schwach).
b) 25° C	3 % N. 17. II. — — 18. II. + (schwach) 19. II. + 20. II. + 22. II. + (Spur)	Keinerlei Konidienbildung. Kräftige weiße gefaltete Decke.	

Diese Zusammenstellungen zeigen wie keine andere den starken Einfluß der Ammonsalzkonzentration. So erhöht sich die Dauer der Stärkereaktion bei 31° C von kaum 3 Tagen bei Gegenwart von 0,5 %

Ammonnitrat auf 7 Tage bei Anwendung von 1,5 %. Während durch 0,5 % Ammonsalz bei 25° C gerade noch Stärkebildung ermöglicht wird, steigt ihre Dauer sofort auf 4 Tage, wenn wir die Ammonsalzkonzentration erhöhen. Diese Tatsache kann aus allen Tabellen mit größerer oder kleinerer Sicherheit ersehen werden. Der Vorgang der Stickstoffversorgung führt nun zu den schlimmsten Folgen für den Pilz, wenn hinreichend Kohlenstoff und Ammonsalz vorhanden sind. Denn obwohl 0,5 % Ammonnitrat zur Verarbeitung von ca. 5 % Dextrose ausreichen, bildet der Pilz bei höheren Ammonsalzgaben doch entsprechend mehr freie Mineralsäure; es scheint also jede Spur überschüssigen Kohlenstoffes als Reiz zu einer Mehrverarbeitung von Ammonsalz zu führen. Durch diese sehr unzweckmäßige Tätigkeit wird dann soviel freie Säure gebildet, daß unter Umständen der Säuretod eintritt. Es fehlt also dem Pilze die Selbststeuerung; daher führt eine größere Stickstoffmenge bei reichlicher Zuckergabe zu den schlimmsten Nachteilen, zum Säuretod. Es ist das bei vielen Pilzen ein häufiger Vorgang, so daß infolge Mangels der Selbststeuerung allerdings nur bei reichlicher Versorgung mit Kohlenstoff der Eiweißaufbau zum Tode führen muß. Als ein interessantes Beispiel dieser Art führe ich noch *Cladosporium* an: Bei Ernährung mit Ammonsalzen stirbt es den Säuretod, bei Kultur auf Gelatine den Alkalitod durch Bildung von Ammoniak. Es führt also die Eiweißbildung auf jeden Fall zum Tode. Auf diese Verhältnisse komme ich in einer anderen Arbeit ausführlicher zurück.[1])

Es sollen nun im folgenden noch einige Versuche mit hohen Ammonsalzgaben erwähnt werden. In diesen Fällen macht sich natürlich die Wirkung des Massenwirkungsgesetzes geltend, indem durch die vorhandenen hohen Salzmengen die Dissoziation der gebildeten Mineralsäure zurückgedrängt wird. Die Kulturen zeigen daher nur geringe Säurewirkungen, eben wegen zu kleiner Wasserstoffionenkonzentration in der Nährlösung. Die Ergebnisse solcher Kulturen in morphologischer und chemischer Hinsicht werden in der folgenden Tabelle gezeigt, indem der Verbrauch von n/10 Natronlauge für 10 ccm der Nährlösung, die Konidienbildung und das Vorhandensein löslicher Stärke angegeben sind. Es verbrauchen 10 ccm Nährlösung:

Verbrauchen ccm n/10 Na OH am:

	a) 6 % NH_4 CL		b) 6 % $(NH_4)_2 SO_4$	
16. III.	0,40	Wachstum langsam und spärlich	0,55	Wachstum rasch! Rasche Konidienbildung.
17. III.	1,60		3,60	
20. III.	a) 4,00		a) 4,20	
	b) 3,50	(Starke Decke, sehr wenig Konidien, Lösung schwach +)	b) 5,50	Volle schwarze Decke, Lösung mit Jod —
21. III.	3 10		4,60	
22. III.	3,00		3,80	
23. III.	nicht untersucht		3,10	
26. III.	2,10		3,60.	

---

[1]) Vergl. hierzu F. Boas in Annales mycol. Bd. XVI. 1918. p. 229 ff. und Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 37. 1919. p. 63—65.

Das verschiedene Verhalten der zwei Kulturen ist nur im Hinblick auf das Massenwirkungsgesetz verständlich. Es findet sich sehr viel Säure, aber nach 4 Tagen nur Spuren oder gar keine Stärke. Trotz der hohen Säuremenge hat die Kultur in $(NH_4)_2SO_4$ eine prachtvolle, normale, starke Konidiendecke entwickelt, was gegen alle sonstigen Erfahrungen ist. In dem Momente, in welchem wir annehmen, daß infolge der hohen Ammonsalzmenge nach dem Massenwirkungsgesetz die vorhandene Säure in ihrer Dissoziation stark zurückgedrängt ist, erklärt sich das abweichende Verhalten sehr gut. Trotz der hohen Säuremenge ist auf $(NH_4)_2SO_4$ die Stärke verschwunden, aber bei Gegenwart von viel weniger Salzsäure noch vorhanden. Das ist leicht verständlich, wenn wir bedenken, daß H_2SO_4 nur zu 65 % dissoziiert ist, HCl zu 98 %. Es ist also die NH_4Cl-Kultur physiologisch stärker sauer, als die $(NH_4)_2SO_4$-Kultur. Diesen Verhältnissen entsprechen auch die Befunde nach 4 Tagen: Bei Gegenwart von HCl (Ammonchlorid) fast keine Konidien und noch Stärke, bei Gegenwart von H_2SO_4 normale schwarze Decke und keine Stärke.

Analoge Erscheinungen erhalten wir, wenn der Nährlösung große Mengen von Neutralsalzen, z. B. Magnesiumsulfat, oder aber, wenn die Nährlösung sehr hohe Zuckermengen zugesetzt werden. Inwieweit hier einerseits Neutralsalzwirkungen, Zurückdrängung der Dissoziation, Wachstumsreize durch hohen Druck eine Rolle spielen, kann einzeln nicht auseinandergesetzt werden. Jedenfalls kommen die Erscheinungen morphologisch und biochemisch alle einer Zurückdrängung der Dissoziation nahe. Man kann z. B. schon mit 3 % $MgSO_4$ den Eintritt der Stärkebildung bei Gegenwart von 0,5 % Chlorammon als Säurequelle um fast 12 Stunden zurückdrängen und die Konidienbildung begünstigen.

Einfacher und klarer läßt sich die Massengesetzwirkung auf eine etwas andere Weise zeigen.

Nährlösung ca. 5 % Dextrose-Glyzerinmischung, 1 % Asparagin, 8,5 (bzw. 10 %) Magnesiumsulfat. Temperatur 31° C. Beginn des Versuches: 23. III. 1917.

Resultat am 24. III. 1917.

a) 8,5 % $Mg SO_4$

Zugesetzte Säuremenge in ccm (n H_2SO_4)	
1,5	Sehr starke weiße Decke
2	Sehr starke weiße Decke
3	Sehr starke weiße Decke
4	Starke Decke
5	Fast geschlossene weiße Decke.

b) 0,25 % $Mg SO_4$[1]

Zugesetzte Säuremenge in ccm (n H_2SO_4)	
1,5	Sehr Starke Decke
2	Starke Decke
3	Spurenweise Keimung
4	Kein Wachstum.
5	Kein Wachstum.

(a 4 ↔ b 2: Decke gleich stark)

[1]) D. h. 0,25 % Magnesiumsulfat ist vorhanden!

Resultat am 26. III. 1917.

		Jodreaktion der Lösung			Jodreaktion der Lösung
1,5	Viele Konidien	— —	1,5	Sehr starke Decke. Keine Konidien	++
2		+	2		++
3	Wenig Konidien	+	3	Ganz dünne Decke	+
4	Sehr starke weiße Decke	+	4	Spurenweise Keimung	+ (Spur)
5		+	5	Kein Wachstum.	

Resultat am 27. III. 1917.

1,5	Viele Konidien	— —	1,5	wie am 26. III.	+ +
2		+	2		+ +
3	Wenig Konidien	+ +	3		+ +
4	Wie am 26. III.	+	4	Einzelne Hautinseln	+
5		+	5	Keine Keimung.	

Resultat am 28. III. 1917.

1,5	Viele Konidien	— — !!	1,5	Keine Konidien, sonst wie oben	+ + !!
2		— —	2		+ +
3	Wie oben.		3	Wie oben.	
4			4		
5			5		

Zu diesem Zwecke muß dem Gange der Darstellung etwas vorgegriffen werden. Statt dem Pilz die zur Stärkebildung nötige Säure selbst bilden zu lassen, kann man sie schon von Anfang an der Nährlösung zugeben; dann nimmt man aber als Stickstoffquelle besser Asparagin, des rascheren Wachstums wegen. In solchen „Säurekulturen" läßt sich nun der Einfluß des Massenwirkungsgesetzes sehr schön zeigen. Zur Zurückdrängung der Dissoziation dient Magnesiumsulfat. Die Ergebnisse zeigen die vorstehenden Übersichten.

Die Versuche mit Salzsäure[1]) beanspruchen natürlich größeres Interesse als die mit Schwefelsäure, weil es sich bei Anwendung ersterer Säure darum handelt, eine viel stärker dissoziierte Säure soweit zu entgiften, daß Wachstum noch möglich ist auf Konzentrationen, welche unter gewöhnlichen Bedingungen kein Wachstum mehr gestatten. Das Ergebnis des Versuches ist in folgender Übersicht zusammengestellt.

Nährlösung wie oben. Volumen 10 ccm.

a) mit 10 % $MgSO_4$

Zugesetzte Säure in ccm Salzsäure (normal).	Resultat am 25.	26.	27.	28.
1,5 / 2	Sehr starkes Wachstum	wie am 25. III.	wie am 26. III.	wie vorher
2,5	Keimung	Dünne Decke	.	nur 1,5 Spur Konidien
3	Kein Wachstum	wie am 25. III.	wie am 26. III.	Keimungsbeginn
3,5	Kein Wachstum	wie am 25. III.	wie am 26. III.	Kein Wachstum

b) 0,25 % $MgSO_4$

Zugesetzte Säure in ccm	Resultat am 25.	26.	27.
1,3 / 1,8	Kein Wachstum	nichts	Kei mun —

---

[1]) In dem System HCl—$MgSO_4$ kann natürlich das Massenwirkungsgesetz nicht in Betracht kommen. Vgl. hierzu Sörensen in Ascher-Spiro: Ergebnisse der Physiologie. Bd. 12. S. 393 ff. 1912.

Ein ähnlicher Versuch mit 10 % Magnesiumsalz und noch höheren Säuregaben zeigt die folgende Übersicht:

20 ccm Nährlösung. Beginn des Versuches am 24. III. 1917.

a) mit 10 % $MgSO_4$				b) Kontrolle 0,25 % $MgSO_4$	
Zugesetzte H_2SO_4	Resultat am: 26.	27.	28.	Zugesetzte H_2SO_4	Resultat am 28.
4 ccm, 5 ccm	sehr starke Decke	wie am 26. III.	wie am 27. III.	4 ccm, 5 ccm	Keinerlei Wachstum.
6 ccm	Keimung	Dünne Decke Keimung	Keine Konidien		
7 ccm, 8 ccm	Kein Wachstum	— —	Sehr lockere Decke — —		

Die Vergleichung der Kulturen mit 10 % und 0,25 % Magnesiumsalz ergibt nun, daß bei 10 % Magnesiumsulfat der Pilz bei 0,80 % HCl gerade noch minimal wächst, während er sonst bei ca. 0,38 %—0,45 % (je nach der Zuckermenge) zu keiner Entwicklung mehr kommt.[1] Es läßt sich also die Säurefestigkeit in derselben Nährlösung um ca. 100 % erhöhen. Bei Anwendung von Schwefelsäure erhöht sich die Säurefestigkeit um ca. 80 %, nämlich von 0,70 % auf ca. 1,27 %. Die Steigerung ist in beiden Fällen sehr beträchtlich. Die Konstatierung dieser Tatsache stellt an sich nichts wesentlich Neues dar; es ist aber von Interesse, darauf hinzuweisen, daß andere Forscher analog bei höheren Konzentrationen der Nährlösung auch größere Säurefestigkeit des untersuchten Pilzes beobachteten, ohne sich über den Grund dieser Erscheinung ein klares Urteil zu bilden. So sehen wir z. B., daß Nikitinski (Jahrb. wiss. Bot. **40**, 1904, S. 16) in völliger Verkennung der Erklärungsgründe zwecks Erzielung eines möglichst genauen Wertes aus den beobachteten Säurewerten für hohe und niedrige Zuckerkonzentration eine Mittelzahl berechnet! An die naheliegende Bedeutung der Konzentration dachte er offenbar nicht. Seine errechnete Mittelzahl ist natürlich wertlos und falsch, denn für jede bestimmte Kohlenstoffkonzentration gilt unter gleichen Bedingungen nur eine ganz bestimmte Säurezahl.

Ähnlich wie durch Neutralsalze kann die Säurewirkung auch durch Kultur in hochprozentigen Zuckerlösungen zurückgedrängt werden, wie schon angedeutet und Nikitinski auch durchgeführt hat. So steigt die für 4 % Zucker beobachtete maximale Säuremenge von 0,41 % auf 0,54 % bei Anwendung von 32 % Zucker und weist damit eine Steigerung von ca. 33 % auf. Aber außer diesen zahlenmäßigen Belegen fällt auf, daß auch noch

---

[1]) Die in der Literatur vorliegenden Zahlen (siehe bei Nikitinski und Czapek und Kohn (Hofmeisters Beiträge. Bd. 8. 1906) stimmen für gleiche Zuckermengen sehr genau überein! Meine Zahl ist 0.38 % HCl als oberste Grenze bei 5 % Dextrose; ganz ähnlich lauten Nikitinskis, Clarks und Kohn und Czapeks Zahlen.

die Konidienbildung in den Kulturen mit Magnesiumsulfat ermöglicht wird, selbst bei Säurekonzentrationen, welche sonst nie Konidienbildung zulassen. Ebenso muß unter den gegebenen Verhältnissen die gebildete Stärke rascher verschwinden. Auch das zeigt uns die Übersicht bestätigt, denn am fünften Tage fehlt in der Magnesiumkultur bei Gegenwart von 1,5 und 2 ccm Schwefelsäure die Stärke, in den Kulturen mit 0,25 % $MgSO_4$ ist sie noch da. Vielleicht noch deutlicher tritt die entgiftende Wirkung des Magnesiumsulfats hervor, wenn wir die Erntegewichte von Säurekulturen vergleichen mit und ohne Schutzsalz. Zur Gewinnung dieser Zahlen wurden die soeben beschriebenen Versuche benutzt. Es ergaben sich nach fünftägiger Kultur folgende Erntegewichte:

a) mit 5 % Mg SO_4

Säuremenge	Erntegewicht	
1,5 ccm	0,630 g	Konidien
2 ccm	0,746 g	
3 ccm	0,673 g	Kolben ein klein wenig größer als bei 1,5 und 2 ccm
4 ccm	0,820 g	
5 ccm	0,473 g	
(ccm nH_2SO_4 auf 25 ccm)		
Kontrolle	0,767 g	

b) 0,25 % Mg SO_4

Säuremenge	Erntegewicht	
1,5 ccm	0,668 g	Keine Konidien
2 ccm	0,714 g	
3 ccm	0,133 g	Kolben etwas größer als bei 1,5 und 2 ccm
4 ccm	0,005 g	
Kontrolle	0,722 g	

Die gewaltige entgiftende Wirkung von Magnesiumsulfat, namentlich bei Gegenwart größerer Säuremengen, ist so auffallend, daß es unnötig ist, weitere Erörterungen anzuschließen.

Bei dieser Gelegenheit ist auch noch darauf hinzuweisen, daß in den durch Magnesium entgifteten Säurekulturen naturgemäß nur sehr wenig Blasenzellen auftreten; so besteht das Myzel in 0,98 % Schwefelsäure (5 ccm + 20 ccm Nährlösung) fast nur aus normalem Myzel. Hier ist die Zahl der H+ Jonen gering, weshalb die Zahl der Blasenzellen sofort sinkt. Damit ist ein weiteres Beweisstück geliefert, daß der formative Reiz der Säuren auf H+-Jonenwirkung beruht.

b) Maltose.

Von den Versuchen mit Maltose seien nur wenige angeführt, da sie im allgemeinen dasselbe Bild geben wie Galaktose, trotzdem Maltose eine wesentlich bessere C-Quelle ist als Galaktose. Wie die folgenden Versuche zeigen, ist die Bildung löslicher Stärke erst spät erfolgt und meist gering.

Versuch I. Temperatur 37 ° C. 10 % Maltose, 5 % Ammonnitrat. Beginn des Versuches: 15. II. 1917.

Die Nährlösung reagiert mit Jod am:

16. II. = —	24. II. = +
17. II. = —	25. II. = + + (Konidien bereits vorhanden)
18. II. = —	27. II. = + (schwach)
19. II. = —	28. II. = + (Spur)
20. II. = —	

Der Abbau der aus Maltose gebildeten Stärke geht, obwohl meist nur geringe Mengen gebildet werden, recht langsam vor sich, was aus zahlreichen Beobachtungen sich ergeben hat. Die obenstehende Zusammenstellung kann allerdings nicht in diesem Sinne gedeutet werden, weil hier die erhöhte Temperatur eine Rolle spielt; bei derartig hohen Temperaturen dauert das Abbaustadium länger als bei niedrigen Wärmegraden. Das mag mit seinen Grund haben, daß einmal bei höherer Temperatur mehr Stärke gebildet wird, hat aber in der Hauptsache seinen Grund in der stärkeren Säurebildung und der langsameren Unschädlichmachung der Säure. Dadurch wird das abbauende Enzym an seiner Tätigkeit gehindert.

Die nun folgenden Übersichten zeigen deutlich die geringe Stärkebildung aus Maltose, die Dauer der Reaktion und die Zuckermenge, welche im Minimum zur Stärkebildung nötig ist. Zum Vergleich ist ein Dextroseversuch mit angeführt, um zu beweisen, daß bei letzterem Zucker geringere Konzentrationen zur Stärkebildung genügen.

Tabelle 10.

Stickstoffquelle: 1,4 % Ammonnitrat. Temperatur: 31° C.
Beginn des Versuches: 12. II. 1917.

C-Quelle in %	Reaktion der Nährlösung mit Jod am:					
	13. II.	14. II.	15. II.	16. II.	17. II.	18. II.
Dextrose						
2 %	—	—	—	—	—	.
3 %	—	+ schwach, wenig Konidien	— volle Decke	—	.	.
4 %	—	+	+ (schwach)	— volle Decke	.	.
Maltose	I. Ernte				II. Ernte	
2 %	—	—	—	.	.	.
3 %	—	—	—	—	.	.
4 %	—	—	—	—	—	.
5 %	—	—	—	— viele Konidien	+	+
10 %	—	+ sehr schwach	+ sehr schwach	+ Spur, viele Konidien	+	+ Dünne weiße Decke, Versuch abgebrochen
20 %	—	+ sehr schwach	+ schwach, fast volle Decke	+ Spur	+	+

Wie diese Tabelle zeigt, sind etwa 10 % Maltose zur Einleitung der Stärkebildung bei Gegenwart von 1,4 % Ammon-

nitrat nötig, jedoch sinkt die Zuckerkonzentration bei erhöhter Ausgangsazidität sofort auf 5 % herab, wie die Ergebnisse der Kultur auf der gebrauchten und frisch geimpften Nährlösung zeigen. (II. Ernte.) Dagegen lassen 3 % Dextrose gerade noch Stärkebildung zu; der Unterschied gegenüber der Maltose ist also beträchtlich.

Durch Erhöhung der Stickstoffquelle läßt sich das Minimum der C-Quelle etwas hinabsetzen. Im vorliegenden Falle liegt es bei ca. 10 % Maltose bei Anwendung von 1,4 % Ammonnitrat. Nehmen wir aber 5 % Ammonnitrat, so erhalten wir unter sonst gleichen Bedingungen schon bei 6 % Zucker die ersten Andeutungen einer Stärkereaktion. Die Stärkemenge ist aber in allen Fällen so minimal, daß gerade mit Sicherheit ihr Vorhandensein konstatiert werden kann. Einzig bei 20 % Maltose ist die Reaktion einigermaßen deutlich. Im Gegensatz zur Glykose treten rasch Konidienträger[1]) auf; diese sind auffallend hoch, locker und tragen große, eckige Köpfchen. Alles Weitere zeigt folgende Tabelle 11. (5 % Ammonnitrat.)

Tabelle 11.
Beginn des Versuches: 16. II. 1917.

Maltose in %	Reaktion der Nährlösung mit Jod am:			
	18. II.	19. II.	20. II.	21. II.
2 %	Große weiße Decke, einzelne Konidienträger —	—	.	.
4 %	Große weiße Decke, einzelne Konidienträger —	—	.	.
6 %	Große weiße Decke, einzelne Konidienträger —	+ ? (unsicher)	+ ?	—
8 %	+ Spur; Lockere Konidiendecke	+ sehr schwach	+ Spur	—
10 %	+ Spur; Lockere Konidiendecke	+ sehr schwach	+ Spur	+ Sp
12 %	+ schwach!; Lockere Konidiendecke	+	+ Spur	+ Sp
14 %	+ schwach!; Lockere Konidiendecke	+	+ Spur	+ Sp
16 %	+ schwach!; Lockere Konidiendecke	+	+ Spur	+ Sp
20 %	+	+ deutlich	+ Spur	+ Sp; Die Konidi träger sind m sehr hoch locker. Größe 0,6—0,8 cm.

Es fällt ohne weiteres auf, daß die Spuren Stärke nicht verschwinden. Eine Erklärung dieses Verhaltens können nur neue Untersuchungen geben.

---

[1]) Maltose wirkt ausgesprochen konidienbildend. Ähnlich wirken Raffinose und Glyzerin. Vgl. hierzu: Boas, Bemerkungen über konidienbildende Stoffe. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1919. Im Druck.)

c) Versuche mit Milchzucker.

Mit Milchzucker wurde unter den gewöhnlichen Versuchsbedingungen (Kultur mit Ammonsalz, Kultur in Zucker-Asparaginlösung + freier Säure) keine Bläuung der Nährlösung oder des Myzels erzielt. Das Wachstum auf Milchzucker ist stets mäßig, die Konidienträger sind sehr hoch[1]), viele über einen Zentimeter lang, bis fast $1^1/_2$ cm. Offenbar hat der Pilz Schwierigkeiten in der Verarbeitung dieses Zuckers. Nach den vorliegenden Literaturangaben soll das zuckerspaltende Enzym Lactase fehlen, daher sind die erzielten Resultate auch wohl verständlich.

d) Versuche mit Polyosen.

Von den Trisacchariden wurde nur Raffinose untersucht. Bei der Säurekultur in Asparaginlösung wurde bei 31° und 37° lebhafte Stärkebildung beobachtet.

Von den übrigen Kohlenstoffquellen zuckerähnlicher Natur kam noch Arabinose zur Verwendung (in 10 %iger Lösung). Arabinose scheint eine sehr gute Kohlenstoffquelle zu sein (Nikitinski); die wenigen eigenen Beobachtungen bestätigen dies. Bei der Säurekultur in Asparagin wurde innerhalb 24 Stunden bereits deutliche Stärkereaktion erzielt. Es dürften sich daher auch viele Pentosen zur Stärkebildung eignen; da die Arabinose nach den wenigen Versuchen zu schließen, sehr leicht lösliche Stärke liefert.

b) Freie Mineral- und organische Säuren als Erreger der Stärkebildung.

1. Versuche mit Mineralsäuren.

Wie schon gelegentlich angeführt, kann man dem Pilz die Arbeit der Säurebildung abnehmen durch entsprechende Kulturmaßnahmen, indem man eben der Nährlösung von Anfang an freie Säuren zusetzt; es geht dann bereits die Keimung bei Gegenwart bestimmter größerer Säuremengen vor sich. Für derartige Versuche empfiehlt es sich, als Stickstoffquelle Asparagin zu verwenden. Natürlich lassen sich auch Ammonsalze oder Pepton anwenden, doch wurde bei den hier beschriebenen stets Asparagin benützt.

Die folgenden Versuche lassen die untere und obere zur Stärkebildung nötige Säuremenge erkennen; als Maßstab der Säurebildung dient auch hier die Bläuung der Nährlösung mit Jod. Die Fälle, bei welchen Stärkebildung nur noch in den unteren Teilen der Konidienträger stattfindet, sind eigens aufgeführt.

Die Wirkung der Säuren beruht einzig auf der Größe ihrer Dissoziation. Die Bedeutung der Dissoziation der Säuren für die

---

[1]) Ausgesprochene Riesenformen!

Stärkebildung tritt sehr scharf hervor, wenn man die für den Eintritt der Stärkebildung nötigen Minimalkonzentrationen betrachtet. Diese sind, wie die für 31° C geltende nachstehende Übersicht zeigt, folgende Annäherungswerte:

Tabelle 12.

Dissoziationsgrad ca.	Säure	Säureminimum in ccm pro 25 ccm
34	H_3PO_4	1ccm 2 nH_3PO_4
62	H_2SO_4	ca. 1 ccm Normalsäure
95,5	HNO_3 HCl	ca. 0,8 ccm Normalsäure. Die Werte für HNO_3 und HCl wohl etwas zu hoch

Der Unterschied zwischen Phosphorsäure einerseits und den übrigen Säuren anderseits fällt stark auf. Zwischen Schwefel-, Salz- und Salpetersäure sind nur noch geringe Unterschiede bemerkbar, die aber bei höheren Säuremengen in der Nährlösung[1]), besonders in ihrer Wirkung auf das Wachstum, wieder schärfer hervortreten, wie die folgende Übersicht (Tabelle 14) zeigt. Es wurden hier 25 ccm einer 5 %igen Dextroselösung mit 1 % Asparagin verwendet; die Temperatur betrug, wie gewöhnlich, 31° C. Unter diesen Bedingungen wächst *Aspergillus niger* noch rasch und gut bei Gegenwart von 4 ccm 2 n H_3PO_4 in 25 ccm Nährlösung; bei gleicher Menge Schwefelsäure dauert es volle 3 Tage bis spurenweise Keimung eintritt, während gleiche Menge Salz- oder Salpetersäure die Keimung überhaupt völlig verhindert. 3 ccm Schwefelsäure lassen schon nach einem Tage Wachstum zu; bei Gegenwart gleicher Menge Salpetersäure tritt in der gleichen Zeit nur geringe Keimung, bei Gegenwart von Salzsäure überhaupt keine Keimung ein. Diese Zusammenstellung zeigt deutlich die verschiedene Wirkung der einzelnen Säuren als Folge ihrer Dissoziation. Es übt aber nicht bloß das Kation, sondern auch das Anion einen Einfluß auf den Pilz aus, so daß die Wirkung der freien Mineralsäuren sich darstellt als das Produkt der Kationen- und Anionenwirkung, wie schon von Czapek betont wurde. Dies tritt besonders deutlich hervor, wenn wir speziell Salz- und Salpetersäure miteinander vergleichen. Die Anionen PO_4, SO_4, NO_3 können ja in geringem Maße in den Stoffwechsel gezogen werden; das Anion Cl dürfte aber sich kaum ähnlich verhalten. So ist ganz einfach erklärt, warum Salzsäure, welche doch gleichstark wie Salpetersäure dissoziiert ist, Wachstum und Stärkebildung etwas ungünstiger beeinflußt als Salpetersäure. Dies gilt nach zahlreichen Beobachtungen natürlich gleicherweise für freie

[1]) Stets ist Normalsäure angewendet, nur Phosphorsäure war doppelt normal.

Säure wie für Ammoniaksalz. Damit sind die hauptsächlichsten Gesichtspunkte erläutert, welche bei der Wirkung freier Säuren eine Rolle spielen; es folgen nun 2 Tabellen zur Erläuterung der besprochenen Verhältnisse.

Zuerst sei eine Versuchsreihe mit Salzsäure allein angeführt. Die Kulturflüssigkeit (Dextrose-Asparagin) betrug nur 10 ccm (4 % Dextrose, 1 % Asparagin). Die Konzentration der Salzsäure war 1,25 n. Temperatur 32° C.

Tabelle 13.

Beginn des Versuches: 8. XII. 1916.

emenge ccm	Reaktion der Nährlösung mit Jod am:			
	9. XII.	12. XII.	14. XII.	17. XII.
l ccm	Keimung Lösung jodnegativ	Filtrat } Myzel } (+) (sehr schwach)	Spur einer positiven Jodreaktion	Viele Konidien, daher schwarze Decke
5 ccm	Myzel } Filtrat } +	Myzel { + (deutlich)	+ } schneeweiße Decke	} jodnegativ
7 ccm	— } kein Wachstum	Myzel	+ } schneeweiße Decke	} jodnegativ
ccm	— } kein Wachstum	—	Keimung! Gekeimte Konidien +, keine Weiterentwicklung	.

Wie aus dieser Zusammenstellung ersichtlich ist, treten schon bei Gegenwart von 0,5 ccm Salzsäure keinerlei Konidien mehr auf, während 0,1 ccm so ziemlich die untere, zur Stärkebildung nötige Säurekonzentration darstellen dürfte und bei Gegenwart von 1 ccm Salzsäure nur noch Keimung eintritt.

Die nun folgende Tabelle 14 gibt eine Übersicht über die 4 wichtigsten Mineralsäuren: Phosphorsäure, Schwefelsäure, Salz- und Salpetersäure. Die Einzelheiten sind aus der Tabelle 14 ersichtlich, die Beziehungen zwischen Dissoziation, Stärkebildung und Wachstum treten scharf hervor, es braucht nur darauf hingewiesen zu werden.

Aus der Tabelle 14 ersehen wir:

1. Phosphorsäure hindert das Wachstum sehr wenig, selbst nicht bei hohen Säuremengen (4 ccm 2 n H_3PO_4 + 25 ccm Nährlösung). Die Konidienbildung wird jedoch bereits bei wesentlich geringeren Säuremengen, nämlich schon bei der Konzentration 2 : 25, sehr stark gehemmt, bei mehr — 3 und 4 ccm — völlig unterdrückt. Dem guten Wachstum entsprechend hält die Stärkereaktion lange an.

Tabelle 14. Beginn des Versuches: 28. II. 1917.

Säure in ccm pro 25 ccm	2 n H_3PO_4	n H_2SO_4	n HNO_3	n HCl
	Reaktion der Nährlösung am 1. März 1917 (lösliche Stärke)!			
0,5 ccm	—	—	—	0,5 ccm } nicht geprüft
1 „	(+) Spur	(+) Spur	(+) schwach, deutlicher als bei H_2SO	1 „ } nicht geprüft
2 „			+ + Wachstum geringer als in H_2SO_4	+ +
3 „	+ } starke weiße Decke	+ +	— kaum Wachstum	—
4 „	+ + } starke weiße Decke	(+) Spur — keinerlei Wachstum	— kein Wachstum	—
	Reaktion der Nährlösung am 2. März 1917.			
0,5 ccm	— fast volle Konidiendecke	— reichlich Konidien	—	.
1 „	— lockere Konidiendecke	— reichlich Konidien	— lockere Konidiendecke	.
2 „	+	+ +	+	+ +
3 „	+ +	+ sehr schwach	(+) Spur	— kein Wachstum
4 „	+	— kein Wachstum	—	—
	Reaktion der Nährlösung am 3. März 1917.			
1 ccm	—	—	—	.
2 „	+	+ schwach	+	+
3 „	+ + } schneeweiße Decke	+	+	+ (schwach)
4 „	+ + } schneeweiße Decke	— Beginn der Keimung	—	— kein Wachstum
	Reaktion der Nährlösung am 6. März 1917.			
3 ccm	+ prachtvoll rotviolett } keine Spuren von Konidien	+ deutlich (dicke weiße Decke)	— ziemlich starke weiße Decke	— Decke viel schwächer als bei HNO_3
4 „	+ + } keine Spuren von Konidien	+ deutlich, Hautinseln und submerse Myzelkügelchen	kein Wachstum	— kein Wachstum.

2. Schwefelsäure läßt schon ganz beträchtliche Unterschiede erkennen gegenüber der Phosphorsäure. Zwar gibt bereits die Hälfte der Säure (1 ccm n H_2H_4 statt 1 ccm 2 n H_3PO_4) Veranlassung zur Stärkebildung, aber bereits 3 ccm hemmen das Wachstum so stark, daß nach 24 Stunden nur eine recht mäßige Keimung stattgefunden hat, während bei Gegenwart von 4 ccm Keimung erst nach 3 Tagen eintritt und bei gleicher Menge Salz oder Salpetersäure völlig unterbleibt.
3. Salpeter- und Salzsäure verhalten sich ziemlich gleich, doch ist bei der Konzentration 3 : 25 Salpetersäure ein wesentlich besseres Wachstum zu erkennen als bei gleicher Salzsäuremenge. Dagegen hält die Stärkereaktion bei Gegenwart von Salzsäure (3 : 25) länger an, als bei gleicher Menge HNO_3. Im allgemeinen zeigt die Tabelle scharf den Einfluß der Dissoziation, wenn auch die Wirkungen der Anionen nicht ganz zu verkennen sind und die $H+$-Jonenwirkung etwas störend beeinflussen.

2. Versuche mit organischen Säuren.

a) Organische Säure neben Zucker in der Nährlösung. (Zucker-Asparagin.)

Statt Mineralsäuren lassen sich natürlich auch organische Säuren als Erreger der Stärkebildung verwenden; es wurden z. B. Wein-, Milch-, Oxal-, Malon- und Bernsteinsäure mit größerem oder geringerem Erfolge angewandt. Die Dissoziationen dieser Säuren sind teilweise recht gering.

Man muß daher teilweise beträchtliche Mengen anwenden, um Stärkebildung zu erzielen; daher kann die Säurekonzentration leicht größer sein als diejenige des Zuckers, die meist 5 % betrug. Der Pilz hat deshalb die Möglichkeit zwischen zwei Kohlenstoffquellen zu wählen, und die Versuche sind dann nicht mehr eindeutig; freilich dürften bei Säuren, wie Oxalsäure oder Milchsäure, die für sich allein als einzige Kohlenstoffquelle kaum oder überhaupt nicht Stärke liefern, diese Bedenken hinfällig sein. Doch hat dieses Kapitel der Kombination zucker-organische Säure wenig Interesse, weshalb nur eine Versuchsreihe angeführt sei. Weinsäure als Aktivator der Stärkebildung. Tabelle 15 zeigt die auftretenden Verhältnisse. Wir sehen, daß als untere Säuregrenze 7 % Weinsäure zur Stärkebildung nötig sind *und daß mit steigender Säuremenge Dauer und Intensität der Stärkebildung wächst; erhalten also ganz ähnliche Resultate, wie sie schon bei Verwendung von Ammonsalzen beobachtet wurden. Die Konidienbildung wird selbst bei den höchsten Säuremengen nicht unterdrückt*, wohl aber bei den hohen Säuregaben etwas verzögert, tritt jedoch trotz kräftigster Stärkebildung auf. Auf diese Beziehung wurde ja schon weiter oben hingewiesen.

Tabelle 15. **Versuch mit Weinsäure als stimulierende Säure.**

Beginn des Versuches: 6. XII. 1916. Nährlösung: 5 % Dextrose, 3 % Asparagin; Temperatur 33 ° C.

Weinsäure in %	Reaktion der Nährlösung mit Jod am:									
	7. XII.	8. XII.	9. XII.	10. XII.	11. XII.	12. XII.	13. XII.	14. XII.	18. XII.	25. XII.
2,2 %	M — F —	—	—	.	.	.	.	.	.	.
4,4 %	M — F —	—	—	.	.	.	.	.	.	.
7,3 %	M + F +	+ mit rotem Einschlag	—	—	.	.	.	.	.	.
10,3 %	+	+ stark roter Einschlag	—	—	.	.	.	Überall rasche Bildung einer normalen schwarzen, dicken Konidiendecke!		
12,43 %	+	+ rötlich	Spur	—	.	.	.	.	.	.
14,66 %	+	+	Spur	—	—	.	.	.	.	.
21 %	(+) unsicher	+ +	+ +	+ +	+	+ rötlicher Einschlag	—	.	.	.
27 %	—	beginnende Keimung	+	+ +	+ +	+ + beginnende Konidien-bildung	+ +	+ + volle normale Konidiendecke	+ +	+ + Versuch abgebrochen

M = Myzel. F = Filtrat der Nährlösung.

c) Organische Säuren als einzige Kohlenstoffquellen, also auch gleichzeitig Aktivatoren der Stärkebildung.

Zum Unterschiede von allen bis jetzt besprochenen Versuchen ist hier die organische Säure zugleich Kohlenstoffquelle und Aktivator der Stärkebildung. Es tritt hier also überhaupt kein fremder, dem Stoffwechsel schädlicher Zusatz auf, da die Stickstoffquelle Asparagin oder Pepton war. Diese Versuche haben daher besonderes Interesse. Im Gegensatz zu den früheren Versuchen mit Mineralsäuren treten hier bei genügend langer Versuchsdauer fast stets reichlich Konidien auf, es kommt also zur Bildung normaler, dickschwarzer Decken. Dieser Punkt ist besonders hervorzuheben, weil hier die bekannten blendendweißen Decken der früheren Versuche fehlen; zugleich erschwert diese Tatsache sehr die Lösung der Frage, wieweit Bildung löslicher Stärke hemmend in den Stoffwechsel eingreift. Auf alle Fälle geht daraus hervor, daß schon durch geringe Änderungen der Ernährungsbedingungen *Aspergillus niger* Stärke bildet. Es kann also dieser Vorgang der Physiologie dieses Pilzes nicht allzu fremd sein. Vielleicht gilt dies auch für andere Pilze. Dagegen hemmen die stärker dissoziierten Säuren, wie Oxal- und Milchsäure die Konidienbildung meist recht stark.

Folgende Säuren wurden geprüft:

a) mit starkem positivem Erfolg: Wein-, Zitronen-, Apfel-, China- und Bernsteinsäure; letztere bildet den Übergang zu

b) mit schwachem positivem Erfolg: Oxalsäure, Glyzerinsäure, Protokatechusäure. Negative oder unsichere Resultate lieferten:

c) Malon-, Glykol-, Fumar-, Milch-, Laevulin-, Brenztrauben-, Brenzwein- und Glykonsäure.

Wir beginnen mit dem Verhalten der Weinsäure, wie es Tabelle 16 zeigt. Eine sehr gute Kohlenstoffquelle für *Aspergillus niger* ist bekanntlich Chinasäure: $(OH)_4C_6H_7CO\,OH$. Als Säureminimum bei 37° C sind ca. 6—7 % zu betrachten (Ammonnitrat als Stickstoffquelle). Sie geht also leicht in Stärke über: An die Chinasäure schließen wir die Apfelsäure an, von welcher nur folgende Übersicht gegeben sei:

Konzentration der Apfelsäure:	Reaktion der Nährlösung am:	
15 %	3. I. = —	Beginn des Versuches: 2. I. 1917
	4. I. = —	
	5. I. = + (Spur)	
	6. I. = —	
	7. I. = —	

Tabelle 16. **Versuche mit Wein- und Zitronensäure. Wein- und Zitronensäure Kohlenstoffquelle und Aktivator der Stärkebildung.** Stickstoffquelle: Asparagin. Temperatur 33° C. Beginn des Versuches: 18. XII. 1916.

Weinsäure	Reaktion der Nährlösung mit Jod am:							
	19. XII.	20. XII.	21. XII.	22. XII.	23. XII.	24. XII.	25. XII.	27. XII. 16.	2. I. 1917
6 %	—	—	—	—	—	.	.	.	.
7,16 %	—	+ schwach	+ Spur Konidienbildung	—	.	.	.	.	.
8,73 %	—	+	+ Konidienbildung	—	—	.	.	.	.
14,3 %	—	+ stark	+	—	volle schwarze Decke	.	.	.	.
21,7 %	—	+ (schwach)	+ +	+ +	+ + viele Konidien	+ +	+ +	Versuch abgebrochen	.
24 %	—	+ (ganz schwach)	+ +	+ +	+ +	+ + beginnende Konidienbildung	+ +		.
Zitronensäure									
5,9 %	—	—	—	—	—	—	.	.	.
7,5 %	—	—	—	—	—	—	.	.	.
9,1 %	—	—	+ Spur	(+) unsicher	—	—	.	.	.
13 %	—	—	+ Konidienbildung	(+) unsicher	—	—	.	.	.
14,8 %	—	—	+	+ viele Konidien	(+) Spur	—	—	.	.
25 %	—	—	—	+	+	+	+ viele Konidien	+ volle Decke	(+) Spur! Rotviolett! + +
29,2 %	—	—	—	+	+	+	+ vereinzelte Konidien	+ + volle Decke	Versuch abgebrochen.

Konzentration der Apfelsäure:	Reaktion der Nährlösung am:
20 %	3. I. = —
	4. I. = + (Spur)
	5. I. +
	9. I. = + (Spur) Reiche Konidienbildung!
	10. I. = —
30 %	3. I. = —
	4. I. = +
	5. I. = +
	9. I. = + +
	10. I. = + + (Versuch abgebrochen)

Apfelsäure muß also in sehr starker Konzentration angewendet werden, um reichliche Stärkebildung zu erzielen. Als Kohlenstoffquelle steht sie der Wein-, Zitronen- und Chinasäure nicht nach.

Die nun folgenden 2 Säuren: Bernstein- und Oxalsäure stellen geringwertigere Kohlenstoffquellen dar, besonders Oxalsäure. Zur Stärkebildung sind beide nicht besonders geeignet, wie die folgenden zwei Übersichten beweisen:

a) Bernsteinsäure. 1 % Asparagin. Temperatur 31° C. Volumen 25 ccm. Beginn des Versuches: 25. II. 1917.

Konzentration der Bernsteinsäure:	Reaktion der Nährlösung am:		
	26. II.	27. II.	28. II.
1,2 %	— } Minimales Wachstum (1,2–20 %)	— } Geringe Konidienbildung (1,2–12 %)	— } Starke Konidienbildung (1,2–16 %)
2,6 %	—	—	—
4 %	—	—	—
8 %	—	—	—
12 %	—	+ (Spur)	—
16 % } Viel Säure ungelöst!	—	+ (schwach) } Starke weiße Decke (16–20 %)	—
20 %	—	+	+ (schwach)

b) Oxalsäure. 1 % Asparagin. Beginn des Versuches: 12. II. 1917.

Konzentration der Oxalsäure:	Reaktion der Nährlösung am:				
	13. II.	14. II.	15. II.	16. II.	17. II.
0,4 %	— } Kein Wachstum (0,4–6 %)	— } Geringes Wachstum (0,4–2 %)	—	— } Mäßig Konidien (0,4–2 %)	—
1,2 %	—	—	—	—	—
2 %	—	—	+ (Spur)	—	—
2,8 %	—	—	+	+ (weiße Decke)	— (Konidien)
4 %	—	—	— } Kein Wachstum (4–6 %)	— beginnendes Wachstum	+ (Spur)
6 %	—	—	—	—	—

Die ganz besondere Minderwertigkeit der Oxalsäure geht zur Genüge aus dieser Zusammenstellung hervor. Daß Oxalsäure eine sehr mäßige Kohlenstoffquelle ist, ist ja schon lange bekannt; zur Stärkebildung eignet sie sich ebenfalls sehr wenig. Wie aus vorstehender Tabelle ersichtlich, wächst *Aspergillus* noch bei 4 % Oxalsäure kümmerlich; zu einer Konidienbildung kommt es allerdings nicht mehr. Diese Konstatierung ist insofern wichtig, als sie im Zusammenhange mit der Tatsache, daß bei Gegenwart von

Ammonnitrat das Wachstum bei 0,89 % (Wehmer),
Pepton ,, ,, ,, 2 %

erlischt, zeigt, wie sehr die Widerstandsfähigkeit dieses Pilzes gegen Oxalsäure von der Stickstoffquelle abhängt.

3. Versuche mit Zuckeralkoholen und anderen Kohlenstoffquellen.

Aus der Gruppe dieser Kohlenstoffquellen seien nur wenige Versuche angeführt. Sie bieten nichts Neues und schließen sich völlig den bereits besprochenen Verhältnissen an.

Wir beginnen mit Glyzerin: CH_2OH-CH OH-CH_2OH.

Die besten Resultate erhält man bei Zugabe freier Säuren zur Glyzerin-Asparaginlösung. Schwächer ist die Stärkebildung immer bei Anwendung mineralischer Glyzerinlösung, doch tritt zum mindesten mit Jod eine Bläuung des Myzels ein, wenn die Nährlösung jodnegativ reagieren sollte. Die Stärkebildung ist stark und dauert je nach der Säuremenge entsprechend lange Zeit. Glyzerin kommt als sehr gute Kohlenstoffquelle dem Verhalten der Zucker nahe, was die Stärkebildung betrifft. Es sei nur ein Versuch angeführt.

Zusammensetzung der Nährlösung: 5 % Glyzerin, 1 % Asparagin, 0,5 % Monokaliumphosphat, 0,30 % Magnesiumsulfat. Stimulierende Säure: 1,25 n H Cl. Temperatur 33° C. Volumen der Lösung 20 ccm + 1 ccm HCl. Beginn des Versuches: 16. XII. 1916.

Reaktion der Nährlösung am:	Reaktion der Nährlösung am:
17. XII. = +	20. XII. = + +
18. XII. = +	23. XII. = + +
19. XII. = +	

Es tritt also die Jodreaktion rasch, d. h. innerhalb 20 bis 24 Stunden ein. Nach 7 Tagen ist noch keine Spur einer Abnahme der Intensität der Stärkereaktion zu bemerken. Eine kürzere Dauer tritt sofort ein, wenn wir die Säuregabe verkleinern, wie folgender Versuch zeigt: (Säuremenge 0,5 ccm, Bedingungen wie oben).

Reaktion der Nährlösung am: 17. XII. = +
18. XII. = (+) Spur
19. XII. = — —

In diesem letzten Versuch ist eben eine Säuremenge angewendet worden, welche dem wirksamen Minimum sehr nahe liegt, daher beträgt die Dauer der Stärkereaktion nur 2 Tage.

Von anderen mehrwertigen Alkoholen sei noch das Verhalten des Mannit besprochen. Mannit schließt sich so enge an Glyzerin an, daß es genügt, wenn ein Versuch hier angeführt wird.

Mannit: $CH_2OH - CH\,OH - CH\,OH - CH\,OH - CH\,OH - CH_2OH$, ist für *Aspergillus niger* eine gute Kohlenstoffquelle. Seine Struktur läßt seine Eignung zur Stärkebildung ohne weiteres erwarten, was auch tatsächlich der Fall ist.

Zusammensetzung der Nährlösung: 7 % Mannit, 1 % Asparagin, Mineralsalze wie bei Glyzerin. Zugesetzte Säure: 1,25 n H Cl. Beginn des Versuches: 18. XII. 1916.

Reaktion der Nährlösung mit Jod am:	Reaktion der Nährlösung mit Jod am:
19. XII. = — —	24. XII. = +
20. XII. = + (Spur)	27. XII. = (+) Spur
22. XII. = +	30. XII. = — —
23. XII. = +	

Es ist also das ganz gewöhnliche Verhalten, wie es schon oft genug zur Darstellung kam, so daß weitere Bemerkungen unnötig sind.

Schließlich sei noch von den für *Aspergillus* sehr brauchbaren Kohlenstoffquellen Tannin erwähnt. Es wurde in der Kombination Tannin—Asparagin[1]) verwendet. Als aktivierende Säure kamen Salz-, Salpeter- und Schwefelsäure zur Verwendung in den Abstufungen, wie sie bei dem vergleichenden Säureversuch (Tabelle 14) aufgeführt sind. Die Resultate waren in allen Fällen unsicher. Die Nährlösung gab bestimmt keine positive Jodreaktion, während das gewachsene Myzel mit Jod eine schmutzigblaue Färbung gab, die aber bei mikroskopischer Kontrolle sich als unscharf erwies, so daß nicht mit wünschenswerter Sicherheit behauptet werden kann, Tannin sei ebenfalls zur Stärkebildung geeignet.

Alle bisherigen Versuche fanden sämtlich unter etwas gewaltsamen Versuchsbedingungen statt, da der Pilz infolge der Zusammensetzung der Nährlösungen gezwungen wurde, sich entweder der Wirkung starker Mineralsäuren oder der hohen Konzentrationen organischer Säuren zu erwehren.

Es ergibt sich nun die Frage, ob *Aspergillus niger*, der ja an sich ein starker Säurebildner ist, nicht auch bei Ernährung mit

[1]) 5 % Tannin.

Nitratstickstoff soviel Säure bildet, daß Stärkebildung eintreten muß. Diese Möglichkeit ist sehr groß, da ja bei Gegenwart von Nitratstickstoff sehr hohe Säuremengen sich bilden können, wie Wehmer bereits angegeben hat. Von diesen Erwägungen ausgehend, wurde *Aspergillus niger* in folgender Nährlösung bei 35—37 ° C kultiviert:

a) 0,75 % Kalisalpeter,
b) 2 % ,,

während die Zuckermenge 5 % betrug. (Dextrose.)

In beiden Fällen entwickelte sich eine mittelmäßige Decke mit lockerstehenden, recht hohen[1]) Konidienträgern. Diese Konidienträger zeigen in ihrem unteren Teile ziemlich kräftige Stärkereaktion, färben sich also mit Jod allein schon blau. Die Feststellung dieser Tatsache ist von Interesse, weil sie zeigt, daß *Aspergillus niger* bei geeigneten Kulturbedingungen so viel Säure bildet, daß ernstliche Störungen des Stoffwechsels eintreten. Vielleicht führt der Kampf um die Erhaltung einer bestimmten Reaktion zu dieser störenden Säurebildung. Denn aus dem Kalisalpeter wird mehr Stickstoff verbraucht als Kalium; ohne entsprechende Säurebildung müßte daher die Nährlösung alkalisch werden. Dieser Gefahr wird durch die Säurebildung gesteuert, aber infolge des Mangels einer zureichenden Selbstregulation entgeht der Pilz zwar wohl der Gefahr einer alkalischen Reaktion, verfällt aber dafür der drohenden Vergiftung durch die zur Abwehr gebildeten Säure.

Die bei 37 ° C gebildeten Säuremengen sind gering, es wurden für 10 ccm Nährlösung folgende Mengen $^1/_{10}$ Natronlauge verbraucht:

2,1 ccm, 1,8 ccm (Indikator kongorot).

Doch genügen bei der hohen Temperatur diese geringen Säuremengen bereits zur Einleitung der Stärkebildung.

Bei Verwendung von Saccharose als Kohlenstoffquelle treten dieselben Erscheinungen auf; nur ist die Kombination Saccharose-Salpeter für das Wachstum etwas ungünstiger als Dextrose-Salpeter; jedenfalls geht bei der Temperatur zwischen 35—37 ° das Wachstum etwas langsamer vor sich, als bei Verwendung von Dextrose.

3. Abschnitt.

Als natürliche Folge der im vorstehenden mitgeteilten Resultate und Versuche ergeben sich folgende Fragen von allgemeinerer Bedeutung:

1. Ist die beobachtete Bildung löslicher Stärke ein Einzelfall oder stellt sie eine allgemeinere Erscheinung dar?

---

[1]) Besonders in Milchzucker, aber auch in Dextrose mit 5—9 % Chlorammon treten bis zu $1^1/_2$ cm lange Konidienträger als ganz gewöhnliche Erscheinungen auf. Riesenformen!

2. Ist bei den bekannten, eingehenden Ernährungsversuchen Czapeks, Brenners u. a. auf die Wirkung der auftretenden Säure, auf die Bedeutung der Reaktion und auf den möglichen Einfluß der Stärkebildung auf die Resultate derart Rücksicht genommen worden, daß ihre Ergebnisse eindeutig und vergleichbar sind?

3. Wie muß eine einfachste Nährlösung für *Aspergillus niger* als einen der Hauptversuchspilze zusammengesetzt sein, damit bei Verwendung von Ammonsalzen als Stickstoffquellen die unerwünschten Wirkungen der freien Säure ausgeschaltet werden und die mit Ammonsalzen erhaltenen Werte mit denen anderer Stickstoffquellen (Asparagin, Harnstoff, Pepton usw.) vergleichbar werden?

Ad 1. Aus zahlreichen orientierenden Beobachtungen über das Verhalten von *Penicillium*- und *Aspergillus*-Arten kann der Schluß gezogen werden, daß der hier beschriebene Vorgang stets mit Sicherheit eintritt, wenn eine geeignete Kohlenstoffquelle vorhanden ist und der Versuchspilz eine gewisse Azidität verträgt. Der Vorgang der Bildung löslicher Stärke dürfte demnach bei Pilzen weitverbreitet und von allgemeinerer Bedeutung sein. Zur Bildung löslicher Stärke eignet sich am besten: Saccharose, dann folgen Dextrose, Laevulose, Mannose, Arabinose und Raffinose; weniger brauchbar sind Maltose und Galaktose. Glyzerin, Mannit eignen sich wieder gut; Bernstein-, Glyzerin-, Protokatechu- und Oxalsäure sind nur mäßig geeignet, während Apfel-, Wein-, Zitronen- und Chinasäure wieder sehr brauchbar zur Stärkebildung sind.

Es fällt ohne weiteres auf, daß hier in der Bildung löslicher Stärke vielleicht eine Parallele zur Bildung fester (geformter) Stärke in entstärkten Blättern, Algen und Reserveorganen vorzuliegen scheint. Über diese Stärkebildung existiert ja im Anschluß an Böhms Versuche eine sehr ausgedehnte Literatur; es seien erwähnt die Arbeiten von Laurent, A. Meyer, Monteverde, Phipson, Bokorny, Palladin, Acton, Czapek, Goebel, Wehmer, Saposchnikoff, Bouillac aus der Zusammenstellung, wie sie Lippmann (4) gibt.

Es sind nun in der Literatur auch noch von Bakterien einzelne Fälle des Vorkommens jodbläuender Kohlehydrate bekannt geworden, so von Essigsäure- und Buttersäurearten durch Beyerink. Beyerink hat auch nachgewiesen, daß dieser jodbläuende Körper durch Diastaseeinwirkung verschwindet, daher vielleicht mit der löslichen Stärke der Pilze identisch ist. Gemeinsam ist diesen Befunden bei Bakterien, daß die Bildung

der jodpositiven Körper ebenfalls im sauren Medium vor sich geht. Doch sind hier noch weitere Untersuchungen nötig.

Schließlich sei noch angeführt, daß man sogar sehr säurescheue Pilze, wie *Cladosporium*, zur Bildung jodbläuender Substanzen bringen kann. Bei Kultur in Zucker[1])-Ammonsulfat treten bei *Cladosporium* extrazelluläre fadenziedende Schleime auf, welche sich mit Jod lebhaft rötlichblau färben. Es genügen also jedenfalls schon sehr geringe Aziditätsmengen, um in einzelnen Fällen die Bildung jodbläuender Substanzen zu bewirken. Über die Natur des Schleimes bei *Cladosporium* kann vorerst noch nichts ausgesagt werden.

Es steht nach diesen Darlegungen außer Zweifel, daß Reaktionsänderungen nach der sauren Seite hin, bei Pilzen und Bakterien die Bildung jodpositiver Substanzen bedingen. Diese Substanzen sind in einzelnen Fällen der Stärke chemisch äußerst ähnlich und werden als lösliche Stärke bezeichnet. Ob in anderen Fällen mehr zelluloseähnliche Körper entstehen, wie es bei *Cladosporium* zu sein scheint, muß erst weiter verfolgt werden.

Ad 2 und 3.[2]) Die beiden anderen Fragen können hier nicht ohne große Weitläufigkeit erörtert werden, da sie auf das vielumstrittene Gebiet der Eiweißbildung bei Schimmelpilzen übergehen. Hier müßten die Anschauungen von Czapek und Puriewitsch[3]) einerseits und O. Loew, Naegeli, Raciborski u. a. andererseits behandelt werden, was nicht im Rahmen dieser ersten Mitteilung liegt. Angeführt sei nur, daß auf Grund meiner bisherigen Versuche und infolge der auffälligen Vernachlässigung der Säurewirkung seitens der Ernährungsphysiologen (Czapek, Brenner u. a.) für Czapeks Anschauung keine begründete Stütze mehr vorhanden ist. Die direkte Verwertbarkeit der Aminosäuren nach Czapek dürfte damit die letzte Stütze verlieren. Über die hier angeschnittenen Fragen soll die Fortsetzung dieser Arbeit Aufschluß geben; eine kleine, hierauf bezügliche Mitteilung habe ich (5) jüngst gegeben.

---

[1]) Saccharose!

[2]) Als Nährlösung, welche sowohl nach Möglichkeit die Wirkungen starker im Stoffwechsel erzeugter Säuren ausschaltet, als auch sonst allgemein den üblichen Nährlösungen vorzuziehen sein dürfte, scheint mir folgende besonders brauchbar zu sein:

5 % C-Quelle,
0,5 % N-Quelle,
0,10 % $MgSO_4$,
0,15 % K_2HPO_4,
0,10 % KH_2PO_4.

Diese Nährlösung ist nahezu neutral (p. H. ca. 6,80 statt 7,07) und gestattet gutes Wachstum. Darüber an anderer Stelle Näheres.

[3]) Ztschr. Biochem. 38. 1912. S. 1 ff.

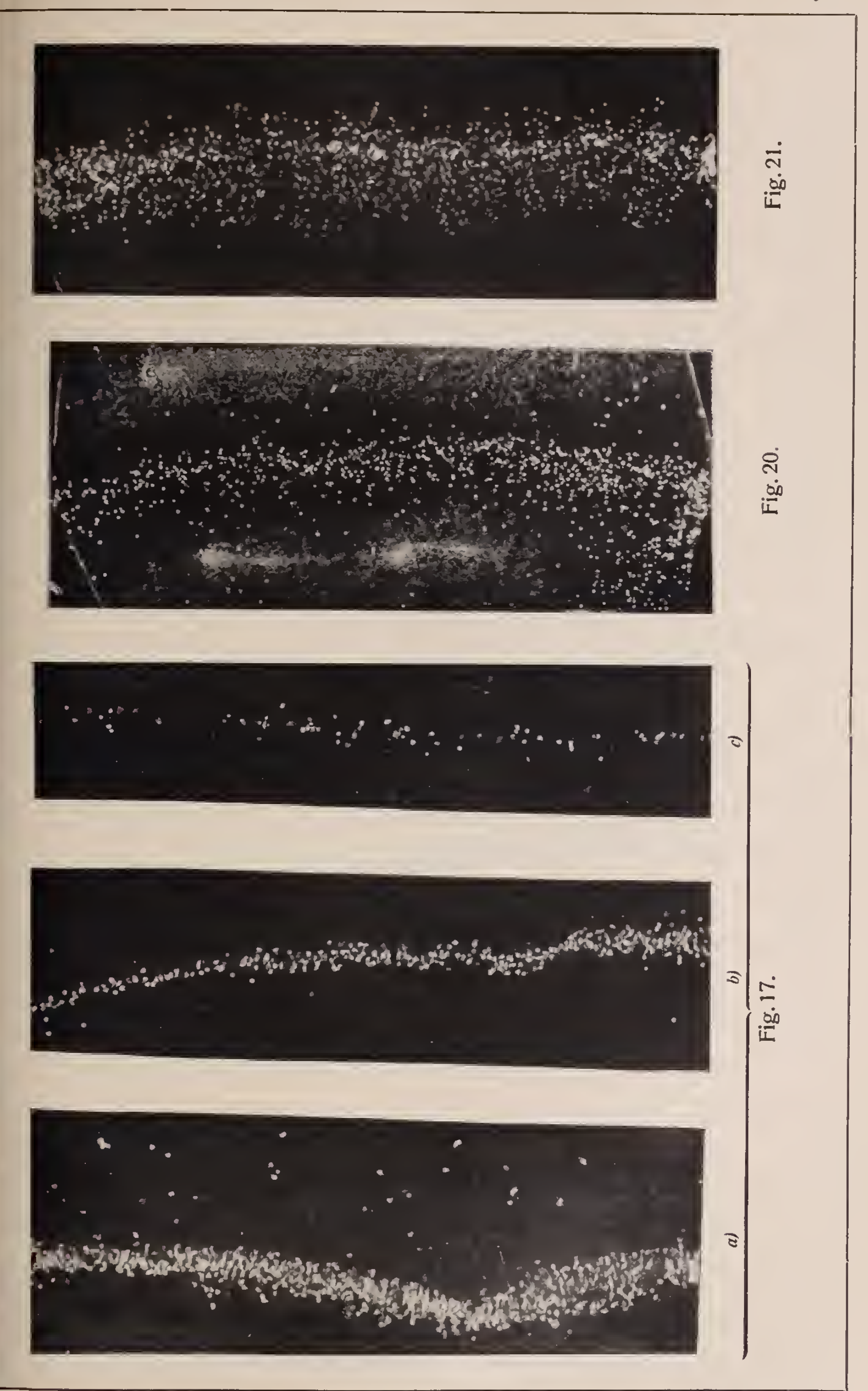
Literaturverzeichnis.

1. Brenner, Widar, hat erst 1914 in: Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. 40. S. 644. 1914 eine eingehende Literaturzusammenstellung über *Aspergillus niger* gegeben. Auf diese Arbeit Brenners sei hier verwiesen.
2. Boas, F., und Leberle, H., in Biochem. Zeitschr. Bd. 90. S. 81 ff. 1918 und Biochem. Zeitschr. Bd. 92. S. 170 ff. 1918.
3. Sörensen, S. P. L., in: Asher-Spiro Ergeb. der Physiologie. Bd. 12. S. 393 ff. 1912 und Biochem. Zeitschr. Bd. 21. S. 131. 1909 und Bd. 22. S. 352. 1909.
   Auf diese Arbeiten seien die Pflanzenphysiologen besonders aufmerksam gemacht. Die Anwendung der hier durchgeführten Methoden physikalisch-chemischer Arbeit muß allmählich auch in der Pflanzenphysiologie in weiterem Maßstabe um sich greifen.
4. Lippmann, O. von, Chemie der Zuckerarten. 3. Aufl. 1904.
5. Boas, F., in Zeitschr. f. Biochemie. Bd. 86. S. 111 ff. 1918.

Weihenstephan, Frühjahr 1917.

Vorstehende Arbeit, bereits 1913 begonnen, durch den Krieg unterbrochen, wurde 1916 mit Unterstützung der Bayer. Akademie der Wissenschaften fortgeführt. Hierfür möchte ich hier meinen Dank zum Ausdruck bringen, besonders Herrn Geheimrat K. v. Goebel. Ferner möchte ich Herrn Geheimrat J. C. Lintner-München, sowie den Freunden und Kollegen Dr. Chr. Mayer und Dr. H. Langkammerer-Weihenstephan für manchen Rat und Hilfe auch an dieser Stelle bestens danken. Die Arbeit selbst wurde bereits 1917 abgeschlossen, infolge des Krieges verzögerte sich der Druck. Einzelne Änderungen und Ergänzungen wurden bei der Korrektur eingefügt.





Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



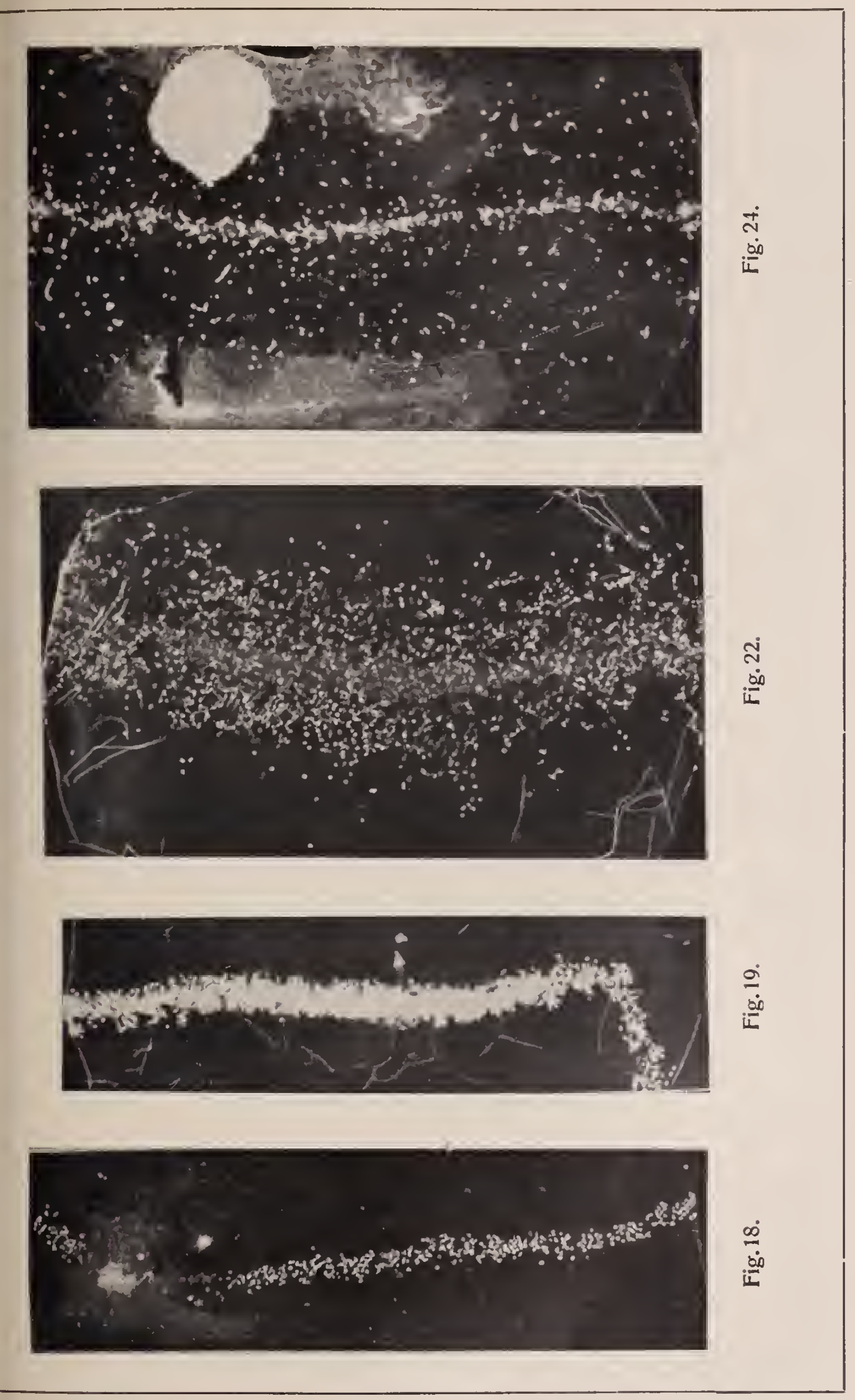


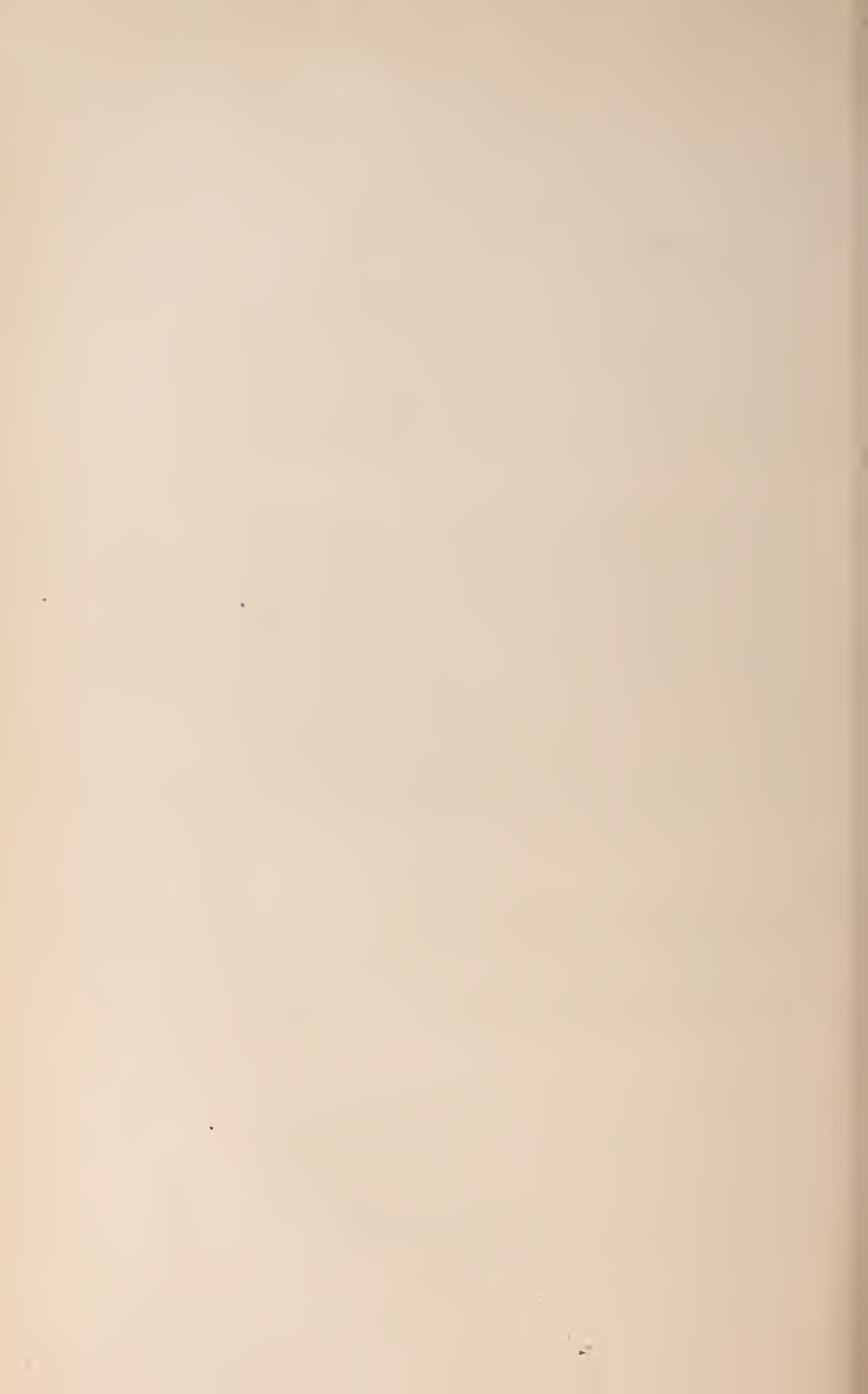
Fig. 24.

Fig. 22.

Fig. 19.

Fig. 18.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



Druck von C. Heinrich, Dresden-N.



Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

Band XXXVI.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.

1919
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 25. Oktober 1919.

Inhalt.

Seite

Rippel, Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen, insbesondere von *Sinapis alba* L. und die sich daraus ergebenden physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Fragen. Mit 1 Tafel und 6 Abbildungen im Text 187—260

Meier, Beitrag zur Kenntnis der bakteriziden Eigenschaften der frischermolkenen Kuhmilch . . . . 261—353

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 30.—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Bamberg, Schützenstraße 22, I., mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen

insbesondere von *Sinapis alba* L. und die sich daraus ergebenden physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Fragen.

(Zugleich ein Beitrag zur Anwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung.)

Von

August Rippel,

Breslau.

Mit Tafel III und 6 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 189

Darstellung der Einzeluntersuchungen:

- Versuchsanstellung 191
- Bestimmung des Rohfaser- und Cellulose-Gehaltes 194
- Quantitative Bestimmung der Leitungsbahnen 196
- Verteilung der Spaltöffnungen 207
- Weitere anatomische Einzelheiten:
  - Epidermis und Spaltöffnungen 210
  - Mesophyll 213
- Zellgröße 215
- Weitere Betrachtungen zur Anwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung 219

Allgemeine Darstellung der Ergebnisse:

- Ursache der Verzwergung 224
- Abnahme des prozentigen Rohfasergehaltes in der Trockenpflanze 227
- Reduktion der mechanischen Elemente in der Trockenpflanze 230
- Vermehrung der Leitungsbahnen in der Trockenpflanze . . . 237
- Vermehrung der Spaltöffnungen in der Trockenpflanze . . . 242
- Lichtpflanze und Trockenpflanze 244
- Entwicklungsgeschichtliche Betrachtungen 247

Zusammenfassung 254

Literaturnachweis 256

Tafelerklärung 260

Gedruckt mit Genehmigung der hohen Philosophischen Fakultät der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Breslau zugleich als Habilitationsschrift zur Erlangung der Venia legendi für Agrikulturchemie und Agrikulturbotanik.

Einleitung.

Obgleich es heute eine völlige Selbstverständlichkeit ist, daß dem Wasser eine sehr wichtige Aufgabe im Leben der Pflanze zukommt, daß Trockenheit, trotz genügenden Vorhandenseins der Pflanzennährstoffe und sonst günstiger Vegetationsbedingungen, eine Verkleinerung der gesamten Pflanze in allen ihren Organen mit sich bringt, und daß sich die xerophilen nicht sukkulenten Pflanzen bekanntlich in ganz charakteristischer Weise in ihrer äußeren und inneren Morphologie von den hygrophilen Pflanzen unterscheiden, fehlt es bisher an einer vergleichenden Beobachtung derselben Pflanzenart unter eindeutig bestimmten Vegetationsverhältnissen in Hinsicht auf die innere Morphologie, von kurzen an geeigneter Stelle zu besprechenden Beobachtungen abgesehen. Entweder werden Arten von verschiedenem ökologischen Typus miteinander verglichen, oder die Beobachtung beschränkt sich auf dieselbe Art, die aber an ihrem natürlichen Standorte gesammelt wurde und so selbstverständlich kein Material liefern konnte, von dem man sagen kann, daß es auch wirklich unter sonst gleichen äußeren Vegetationsbedingungen aufgewachsen ist. Auch wurden öfters in abnorm feuchter Luft erzogene und so gewissermaßen „vergeilte“ Pflanzen mit normalen Pflanzen verglichen, was ebenfalls ein ganz schiefes Bild ergeben mußte.

Es zeigen sich z. B. unter der Definition der „Sonnen- und Schattenpflanzen“ einige Erscheinungen, die ebenso nicht nur bei Lichtüberfluß oder -mangel, sondern auch bei Wassermangel oder -überfluß ohne erkennbaren unmittelbaren Einfluß des Lichtes auftreten. Eine kurze, unter Hellriegels Leitung entstandene, in dieser Richtung unternommene Arbeit von Sorauer scheint z. B. gänzlich in Vergessenheit geraten zu sein; wenigstens erwähnt Haberlandt in seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie“ nichts von der bei Trockenkultur auftretenden Erhöhung der Spaltöffnungszahl, die Sorauer für Gerste festgestellt hat. Eine weitere Bestätigung dieser und meiner eigenen Feststellungen bringt sodann eine mir soeben erst bekannt gewordene Arbeit von Heuser.

Aber ein solcher Vergleich derselben Pflanzenart unter gleichen Vegetationsbedingungen mit alleiniger Variation des Bodenwassers,

der uns also Aufschluß gibt über die im Leben einer Pflanzenart mögliche und notwendige Variation unter dem Einfluß dieser Varianten, kann uns auch weiterhin erst Auskunft geben darüber, wie sich in der phylogenetischen Entwicklung der Arten die charakteristischen Unterschiede, hier von Xerophyten und Hygrophyten herausgebildet haben. Wie man sehen wird, scheinen sich beide Vorgänge direkt zu widersprechen (in mancher Hinsicht); es zeigt uns das aber, daß wir hier nicht einen einfach verlaufenden Vorgang vor uns haben, sondern daß die Wasserversorgung tief in den Gesamtstoffwechsel der Pflanze eingreift, so daß sich die Ausgeglichenheit, die extreme Glieder in ihrer Anpassung an die Wasserversorgung zeigen, offenbar erst im Verlaufe vieler Generationen einstellen konnte. Alles dies waren Gründe genug, der Frage näher zu treten.

Mein Hauptaugenmerk war von vornherein auf die quantitative Ausbildung der Leitungsbahnen gerichtet, als desjenigen Organs, das vermutlich, seiner Natur nach, am nachhaltigsten von der Variation des Wassers beeinflußt werden mußte, wie ja auch schon bekannt ist; und in Verbindung damit auch auf die Anzahl der Spaltöffnungen. Die bei Wassermangel eintretende „Verzwergung" führte dann weiter noch zur Prüfung der Frage, wie sich diese „Trockenzwerge" in Hinsicht auf ihre Zellgröße verhalten, die ja nach Sierp bei erblichem Zwergwuchs bald vermindert wird, bald gleich ist oder auch erhöht werden kann, bei „Kümmerzwergen" dagegen anscheinend stets vermindert ist.

Die Ausbildung der Zellwände mußte auch Gesichtspunkte ergeben für die Kenntnis der in der Tierernährungslehre wichtigen „Rohfaser", deren Vermehrung oder Verminderung unter bekannten Kulturbedingungen außer der unten erwähnten Arbeit von Ad. Mayer noch gänzlich unbekannt ist. In Analogieschluß mit den typischen nicht sukkulenten Xerophyten war eine Steigerung bei Trockenheit zu erwarten; es hat sich jedoch infolge der nicht erwarteten Reduktion der mechanischen Elemente in der Trockenpflanze das Gegenteil ergeben, so daß dieser Punkt weitere Beachtung verdient. Es zeigt sich hierbei auch, wie wichtig die mikroskopische Untersuchung als Ergänzung zur chemischen Analyse für die richtige Deutung derartiger Fragen ist.

Endlich führte die Übereinstimmung der experimentell erzielten „Trockenpflanzen" in manchen anatomischen Einzelheiten mit den „Sonnenpflanzen" dazu, die Anatomie des vegetativen Blattes genauer zu untersuchen und mit jenen zu vergleichen.

Die vorliegenden Messungen ergaben weiterhin auch einige Beispiele zur Anwendung der von Rodewald in die wissenschaftliche Landwirtschaft eingeführten Fehlerberechnung, wie sie bei Pfeiffer (I) in ihrem augenblicklichen Stand dargestellt ist, hier in der Anwendung auf mikroskopische Messungen; die Anpassung an das Gaußsche Fehlerverteilungsgesetz, die bekanntlich der Wahrscheinlichkeitsrechnung zugrunde liegt, ist hier nicht immer ohne weiteres klar, wie man sehen wird, und es

sind öfters gewisse, nicht von vornherein klar liegende „Umwege“ nötig, um die tatsächlich vorhandene Anpassung zu erkennen. Nicht verfehlen möchte ich, dabei auf die von Vöchting in seinem nachgelassenen Werk angewandte Methodik der Zellmessungen hinzuweisen, auf die ich bei Gelegenheit weiter unten noch zurückkommen werde.

Gerade die Anwendung der Fehlerberechnung zeigte auch deutlich, daß man sich bei solchen Messungen wie die vorliegenden nicht auf einige willkürlich herausgegriffene Teile beschränken darf, sondern das ganze vegetative Sproßsystem dazu heranziehen muß. Es hat das seinen Grund in der Tatsache, daß gewisse anatomische Veränderungen, und gerade die hier untersuchten, von oben nach unten mit veränderter Insertionshöhe eine sukzessive Veränderung auch bei der normalen Pflanze erleiden. Darauf beruht auch die oben angedeutete Schwierigkeit in der Anwendung der Wahrscheinlichkeitslehre.

Was die Literaturhinweise betrifft, so konnte ich es nicht als meine Aufgabe erblicken, sämtliche hinsichtlich aller Einzelfragen bestehenden Angaben zusammenzustellen, was meist schon mehrfach geschehen ist, und so nur zwecklose Kompilation wäre. Auf solche Zusammenfassungen ist stets hingewiesen, und im übrigen sind nur die unmittelbar zu vorliegenden Fragen in Beziehung stehenden Angaben berücksichtigt.

Darstellung der Einzeluntersuchungen.

Versuchsanstellung.

Als Versuchspflanze wurde weißer Senf (*Sinapis alba* L.) gewählt, weil diese Pflanze infolge ihres schnellen Wachstums mehrere Ernten im Verlaufe des Sommers ergibt; er wurde in kleinen, durch einen weißen Filzüberzug gegen direkte Sonnenbestrahlung und zu große Erwärmung geschützten Glasgefäßen kultiviert, die 2650 Gramm Komposterde enthielten, über welche noch eine dünne Schicht von Glassand (100 Gramm) gebreitet wurde, um, bei den Trockenkulturen, die Oberflächenverdunstung möglichst auszuschalten. Komposterde wurde gewählt, weil ein natürlicher Boden verwendet werden sollte, wegen ihres Nährstoffreichtums, ihres großen Wasserfassungsvermögens (58,0 %, darunter 8,62 % Wassergehalt des Bodens in Versuchsreihe I und 8,0 % Wassergehalt in Versuchsreihe II) und ihrer großen Hygroskopizität (3,72 % nach einer vorigjährigen Bestimmung), alles Eigenschaften, die für die Trockenkultur wohl besonders vorteilhaft sind. Reiner Glassand mit leicht löslichen Nährstoffen, der aus gewissen Gründen vorzuziehen wäre, wurde nicht verwendet, weil ihm alle diese erwähnten Eigenschaften fehlen.

Die Gefäße (je 4 bzw. 5 Parallelgefäße) erhielten nun an Wasser 85, 55, 40 und 25 % der wasserfassenden Kraft des Bodens (diese Angabe ist auf Trockensubstanz des Bodens bezogen), bei der geringsten Wassergabe also nur eben so viel, daß gerade ein

schwaches Wachstum ermöglicht werden konnte. Versuchsreihe I Vegetationszeit 27. April bis 30. Mai 1918. Bei Versuchsreihe II (Vegetationszeit 1. Juni bis [4.—18.] Juli bzw. bis 5. August 1918) mit niedrigerem Wassergehalt des Bodens wurde die Wassergabe natürlich dementsprechend berechnet. Hier wurden auch nur Kulturen bei 55 % (Feuchtkultur) und bei 25 % (Trokkenkultur) der wasserfassenden Kraft des Bodens angesetzt. Auch die 100 Gramm Glassand mit 28 % wasserfassender Kraft wurden entsprechend berücksichtigt.

Eingesät wurden 2 × 5 Samen, die nach Aufgang auf 5 Pflanzen pro Topf vereinzelt wurden. Da zu viel oder zu wenig Wasser eine ungleichmäßige bzw. gar keine Keimung verursacht hätte, so wurden anfänglich alle Töpfe auf 40 % der wasserfassenden Kraft gebracht; die Trockenserie wurde nach Aufgang bis zu dem gewünschten Gewicht abtrocknen lassen, die übrigen nach dem Auflaufen gleich auf ihr erhöhtes Gewicht gebracht; jeden Tag wurde das verdunstete Wasser durch Wiegen ermittelt und ersetzt. Ferner wurde bei der Reihe II auch das zunehmende Pflanzengewicht berücksichtigt und außerdem bei der Feuchtkultur gegen Abend ebenfalls ein Teil des verdunsteten Wassers ersetzt. Die Gefäße standen auf einem fahrbaren Wagen unter einem seitlich offenen, aber gegen Regen völlig schützenden Dach und wurden tagsüber stets herausgefahren, wenn es nicht regnete. Die Trockenpflanzen standen vor den Feuchtpflanzen gegen Süden, so daß sie nicht von diesen beschattet werden konnten, selbst aber, infolge ihrer geringen Entwicklung, jene nicht störend beeinflußten.

Tabelle I.

Senfkulturen, oberirdische Trockensubstanz pro Gefäß in Gramm.

	Versuchsreihe I Bei der Wasserkapazität				Versuchsreihe II Ernte bei der ersten Blüte Bei der Wasserkapazität		Versuchsreihe II Ernte kurz vor der Samenreife Bei der Wasserkapazität	
	85 %	55 %	40 %	25 %	55 %	25 %	55 %	25 %
	7,33	9,94	5,47	2,38	7,3	4,1	21,7	13,4
	7,90	7,21	5,56	2,78	7,0	3,8	18,5	13,8
	6,83	7,95	5,65	2,54	7,0	4,7	21,6	13,2
	7,52	8,82	5,65	2,17	6,4	4,8	19,7	13,2
						3,5	20,3	14,6
Im Mittel:	7,40 ± 0,15	8,48 ± 0,44	5,57 ± 0,03	2,47 ± 0,09	6,9 ± 0,28	4,2 ± 0,13	20,36 ± 0,46	13,64 ± 0,19

Tabelle I zeigt nun zunächst das Ergebnis der oberirdischen Trockensubstanzbestimmung, das ja, was die Erhöhung der

Trockensubstanz mit steigender Wassergabe betrifft, nur selbstverständliches bietet. Der merkbare Rückgang in der Produktion bei der höchsten Wassergabe in Reihe I kann wohl in einer Empfindlichkeit des Senfs gegen zu hohen Wassergehalt des Bodens seinen Grund haben. Daß in Reihe II die Produktion bei 55 % gegen Reihe I etwas zurückgegangen ist, kann ebenfalls darin begründet sein, da ja in dieser Reihe täglich zweimal gegossen und das Pflanzengewicht bei der Wassergabe berücksichtigt wurde. Der Mehrertrag der Trockenkultur in Reihe II gegen die entsprechende der Reihe I hat dagegen wohl seine Ursache darin, daß bei Reihe I anfangs sehr heißes trockenes Wetter herrschte und die Töpfe infolgedessen schneller abtrockneten als die entsprechenden der Reihe II, bei deren Wachstum meist feuchtes Wetter herrschte.

Die Ernte wurde so vorgenommen, daß bei Reihe I alle Pflanzen gleichzeitig geerntet wurden, sobald sich die erste Blüte überhaupt zeigte, was bei 3 Pflanzen, je einer der Serie mit 55, 40 und 25 % Wasser der Fall war, während von der feuchtesten Serie noch keine Pflanze blühte, jedoch einige dicht davor standen. In Reihe II wurde die erste Serie so geerntet, daß jede Pflanze mit Entfaltung der ersten Blüte einzeln geerntet wurde, während in der zweiten Serie dieser Reihe wieder alle Pflanzen gleichzeitig geerntet wurden, kurz vor der völligen Samenreife; ein genauer Zeitpunkt für jede einzelne Pflanze ließ sich hier eben nicht feststellen; die Feucht- und Trockenserie zeigten auch keinen äußerlich erkennbaren Unterschied in ihrem Reifezustand.

Von Vegetationsbeobachtungen sei nur hervorgehoben, daß die Trockenpflanzen keineswegs früher blühten als die Feuchtpflanzen; doch möchte ich auf diese Beobachtung kein allzu großes Gewicht legen, da der Senf zu schnell wächst und blüht und daher die Zufälligkeiten in dieser Hinsicht eine zu große Rolle spielen müssen. Man nimmt bekanntlich an, daß Trockenheit die Blütenreife fördert (vgl. z. B. Diels, S. 7). Als bemerkenswert möchte ich aber hervorheben, daß in Reihe II, bei der zweiten Serie, die Trockenkulturen deutlich einige Tage länger blühten als die Feuchtkulturen, und vor allem, daß bei ihnen die vegetativen Blätter sich gegen Ende der Vegetationszeit nicht so intensiv gelb färbten als bei jenen, und auch die schwach vergilbten noch sehr fest am Stengel hafteten, während sie bei den Feuchtkulturen bei der geringsten Erschütterung abfielen. Es scheint dies auf eine Verlängerung der Assimilationsperiode der Laubblätter bei diesen Trockenpflanzen hinzudeuten, auf welche Erscheinung wir noch zurückkommen werden. Ferner waren die Trockenpflanzen satt dunkelgrün, die Feuchtpflanzen hellgrün, eine bekannte Erscheinung, die uns auch noch beschäftigen wird.

Die Trockenpflanzen waren natürlich in allen Teilen kleiner, aber sonst normal ausgebildet; in Reihe I waren z. B. die Größenverhältnisse der 3 bei der Ernte blühenden Pflanzen:

	Bei der Wasserkapazität		
	25 %	40 %	55 %
Höhe der Pflanzen	16 cm	28 cm	34 cm
Größte Blattlänge	7 — 8 „	10 — 12 „	14 — 15 „

Bei Reihe II waren die Größenverhältnisse etwa (im Mittel sämtlicher Pflanzen):

	Feuchtkultur	Trockenkultur
Höhe der Pflanzen	48 cm	26,8 cm
Größte Blattlänge	14,3 „	10,7 „

Die Unterschiede gegen Reihe I haben natürlich keinerlei Bedeutung, da es sich dort nur um eine einzelne Pflanze handelt; auch sind die individuellen Unterschiede zu groß; die Zahlen sind lediglich der Vollständigkeit halber angeführt, um ein ungefähres Bild der Kulturen zu geben.

Bestimmung der Rohfaser und der Zellulose.

Es seien nun die Ergebnisse der Bestimmung der Rohfaser und der Zellulose mitgeteilt. Erstere wurde nach der Weender Methode ausgeführt; die Bestimmung nach König mit Glyzerin-Schwefelsäure, die in Hinsicht auf die Zellulosebestimmung vorzuziehen gewesen wäre, konnte nicht ausgeführt werden infolge der Unmöglichkeit, unter den Zeitverhältnissen genügend Glyzerin zu erhalten. Zur Bestimmung der Zellulose wurde erst die Rohfaser nach obiger Methode dargestellt und diese dann nach König (S. 294) mit Wasserstoffsuperoxyd und Ammoniak oxydiert, wobei bekanntlich die in der Rohfaser noch enthaltenen Ligninsubstanzen entfernt werden. Diese „Rohzellulose" wurde direkt gewogen ohne vorherige Lösung in Kupferoxyd-Ammoniak; Kutin kommt ja auch bei diesem Material nur in ganz geringer Menge in Frage. Natürlich ergibt das keine theoretisch reine Zellulose; doch dürfte die Methode für vorliegenden Zweck genügen, um einen ungefähren Anhaltspunkt für die Größe der verholzten Elemente zu geben; es handelt sich ja auch nur um Vergleichswerte.

Tabelle II zeigt das Ergebnis dieser Bestimmungen. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß die Rohfaser mit größerer Trockenheit stetig und deutlich sinkt. Das zeigt sich bei beiden Reihen ohne Ausnahme. Reihe II zeigt, daß dies auch für Pflanzen gilt, die sich in dem gleichen Vegetationsstadium befinden; sie wurden ja einzeln geerntet, sobald sich die erste Blüte einer Pflanze geöffnet hatte, während in Reihe I die ganze Reihe gleichzeitig geerntet wurde, sobald sich die erste Blüte in dieser Reihe überhaupt zeigte. Der Unterschied ist also tatsächlich vorhanden und nicht in einem verschiedenen Entwicklungsstadium der Pflanzen zu suchen. Auch frühere oder spätere Vegetationszeit hat, wie

Tabelle II.

Rohfaser und Zellulosebestimmung bei Senf in Prozent der Trockensubstanz.

	Versuchsreihe I				Versuchsreihe II Ernte			
					bei der ersten Blüte		kurz vor der Samenreife	
	Bei der Wasserkapazität				Bei der Wasserkapazität			
	85 %	55 %	40 %	25 %	55 %	25 %	55 %	25 %
Rohfaser	12,23	11,61	11,08	.	19,17	16,48	34,05	30,03
	12,22	11,69	11,30	.	19,32	16,72	34,47	30,50
Im Mittel	12,23	11,65	11,19	9,08[1]	19,25	16,60	34,26	30,27
Zellulose	.	8,60	.	.	15,68	13,27	24,60	21.05
	.	8,95	.	.	15,70	13,45	25,20	(22,90?)[2]
Im Mittel	.	8,78	.	6,45[1]	15,69	13,36	24,90	21,05
Zellulose in % der Rohfaser	.	75,4	.	71,1	81,5	80,5	72,7	69,5

man sieht, keinen Einfluß darauf. Natürlich dürfen die verschiedenen Reihen nur in sich verglichen werden: Der oben erwähnte Unterschied in der Trockensubstanz zwischen Reihe I und II kommt hier in einem bedeutend höheren Rohfasergehalt von I zum Ausdruck.

Reihe II zeigt dann weiterhin, daß diese Unterschiede in einem späteren Entwicklungsstadium nicht verschwinden, wenn sie auch offenbar etwas vermindert werden: Bei Beginn der ersten Blüte beträgt nämlich der prozentige Rohfasergehalt der Trockenkultur 80,8 % desjenigen der Feuchtkultur, unmittelbar vor der Samenreife dagegen 88,8 %; es hat also bei der Trockenkultur nachträglich noch eine relativ etwas größere Bildung von Zellwandsubstanzen stattgefunden. Bei der zusammenfassenden Besprechung wird weiter unten gezeigt werden, daß dieser Unterschied der Trocken- und Feuchtkultur im relativen Rohfasergehalt durch die stärkere Ausbildung der mechanischen Gewebselemente bei letzterer bedingt wird, wodurch die bei der Trockenkultur eintretende Vermehrung der leitenden Elemente nicht in einer Erhöhung des Rohfasergehaltes zur Geltung kommt.

Die Bestimmung der Zellulose bzw. der verholzten Elemente als der Differenz zwischen Zellulose und Rohfaser bietet wenig Beachtenswertes. Die Trockenpflanzen haben etwa den gleichen relativen Anteil von verholzten Elementen an der Rohfaser wie die Feuchtpflanzen; nur wenig scheint sich bemerkbar zu machen, daß sie etwas mehr oxydierbare Substanzen enthalten; die Unterschiede sind aber so gering, daß keine weitergehenden Schlüsse

[1]) Aus Materialmangel nur eine Bestimmung.
[2]) Die höhere Zahl wahrscheinlich infolge ungenügender Oxydation unrichtig.

daraus gezogen werden können. Daß die Unterschiede nicht so groß sind wie erwartet wurde, liegt, wie die mikroskopische Untersuchung zeigte, daran, daß bei den Trockenpflanzen bedeutend weniger verholzte mechanische Elemente ausgebildet waren, wodurch die Vermehrung der verholzten wasserleitenden Elemente wieder kompensiert wurde, worüber auf die weiter unten folgenden Ausführungen verwiesen sei.

Quantitative Bestimmung der Leitungsbahnen.

Wie schon oben erwähnt, sollte mein Hauptaugenmerk auf die quantitative Ausbildung der Leitungsbahnen gerichtet sein. Zur mikroskopischen Untersuchung wurde je ein Gefäß angesetzt, entsprechend den Gefäßen mit 25 % (Trockenkultur) und 55 % (Feuchtkultur) Wasser in Reihe I der Tabelle I. Die Ausbildung dieser Pflanzen entsprach denen dieser Reihe I; die äußeren Größenverhältnisse sind aus den in Tabelle III beigefügten Angaben zu ersehen. Von jedem Gefäß wurden 3 Pflanzen zur mikroskopischen Untersuchung je mit Beginn der ersten Blüte genommen und in Alkohol aufbewahrt. Es muß noch darauf aufmerksam gemacht werden, daß diese beiden Gefäße gänzlich frei unter allseitiger Beleuchtung auf demselben Wagen standen. Da sie zwischen den beiden Reihen der Tabelle I angesetzt wurden (Vegetationszeit 14. Mai bis 16. Juni 1918), so konnte dies unbehindert von jenen geschehen; das Feuchtgefäß stand außerdem erhöht auf einer an einem Ende des Wagens angebrachten tellerartigen Erhöhung (etwa 1 Meter darüber); ich halte für wichtig, das zu betonen, damit man sieht, daß die Feuchtkultur eher unter stärkeren Beleuchtungswirkungen stand als die Trockenkultur.

Am geeignetsten für die quantitative Bestimmung der Leitungsbahnen schien mir die Dichte der Blattnervatur in den Laubblättern, die jedenfalls Auskunft über die gestellte Frage geben mußte; ferner wurden noch die Leitungsbahnen des Blattstiels quantitativ bestimmt, während eine Zählung der Leitungsbahnen der Achse aus begreiflichen Gründen zu unsicher schien; es ist auch als sicher anzunehmen, daß diese denselben Gesetzmäßigkeiten folgen müssen.

Tabelle III.

Nervenlänge in Zentimeter pro 1 cm² Blattfläche beim Senf.

Nr. des Blattes von unten	Trockenkultur (25 % der Wasserkapazität) Pflanze			Feuchtkultur (55 % der Wasserkapazität) Pflanze		
	1 (Höhe 15 cm)	2 (Höhe 14,5 cm)	3 (Höhe 12 cm)	1 (Höhe 45 cm)	2 (Höhe 45 cm)	3 (Höhe 50 cm)
1	59,2	59,6	72,2	54,0	53,7	56,4
2	70,4	63,6	78,2	54,7	61,6	56,9
3	85,4	74,7	77,4	62,3	66,6	59,1
4	91,0	79,4	100,0	58,2	66,5	61,1
5	89,4	86,3	125,2	66,8	91,1	70,2
6	96,2	101,6	.	69,3	90,0	74,2
7	116,0	122,3	.	106,0	111,2	79,7
8	112,7	.	.	127,3	.	.
9	120,0	.	.	.	.	.

Tabelle III zeigt das Ergebnis dieser Bestimmungen. Die Dichte der Blattnervatur wurde in bekannter Weise an mit Chloralhydrat aufgehellten Blattstückchen durch Aufzeichnen einer rings von Leitungsbahnen umschlossenen Fläche, Ausschneiden, Wiegen und Messen der aufgezeichneten Leitungsbahnen bestimmt. Es darf nicht verschwiegen werden, daß die so gefundene Größe der Leitungsbahnen auf dem gezeichneten Abschnitt nicht ganz den wirklichen Wert ergeben kann, indem die die Fläche abgrenzenden Leitungsbahnen auch zum angrenzenden Spreitengebiet gehören, somit nur zur Hälfte berücksichtigt werden dürften. Unter diesem Gesichtspunkt ergibt sich eine etwas niedrigere Zahl, die bei weniger großer Dichte der Nervatur prozentual etwas mehr ins Gewicht fällt als bei größerer Dichte: so bei Feuchtpflanze 3, Blatt 1 statt 56,4 : 41,8 cm (= 74,1 %), bei Trockenpflanze 2, Blatt 5 statt 86,3 : 74,2 (= 84,3 %), bei derselben, Blatt 7 statt 122,3 : 107,0 (= 87,5 %), bei Feuchtpflanze 2, Blatt 7 statt 111,2 : 96,0 (= 87,2 %) usw. Für den Vergleich macht das natürlich nichts aus, und auch absolut kommen die Unterschiede wenig in Betracht. Dies sei nur bemerkt in Hinsicht auf andere Arbeiten, z. B. von Zalenski und Schuster, die die Nerven im Gesichtsfeld gemessen haben. Ich glaube, daß ein derartig umgrenzter Bezirk einen besseren Durchschnitt ergeben muß.

Es wurde in jedem Blatt eine Bestimmung ausgeführt, und zwar in der Endfieder, links vom Mittelnerven, also stets an einander entsprechenden Stellen, was natürlich für den Vergleich wichtig ist. Daß der an dieser Stelle gefundene Wert richtig ist,

Tabelle IV.

Senf, Parallelbestimmungen zu Tabelle III.

Lage der untersuchten Stelle	Nervenlänge in cm pro 1 cm² Blattfläche	
Trockenkultur, Pflanze 3, Blatt 3 . .	77,4	77,6
Trockenkultur, Pflanze 2, Blatt 4 . .	79,4	84,6
Trockenkultur, Pflanze 2, Blatt 5 . .	86,3	87,9
Feuchtkultur, Pflanze 2, Blatt 5 . .	91,1	90,8

zeigen einige willkürlich herausgegriffene Parallelbestimmungen, die in Tabelle IV zusammengestellt und die, wie man sieht, zu fast genau dem gleichen Ergebnis führten; sie wurden an gleicher Stelle, aber etwa $^1/_2$ cm unterhalb der eigentlichen Untersuchungsstelle ausgeführt.

Weiterhin zeigen die in Tabelle V mitgeteilten Zahlen, die an verschiedenen Stellen des vierten Blattes (von unten) bei der Pflanze 1 der Trocken- und Feuchtkultur in Tabelle III erhalten wurden, daß die in dieser mitgeteilten Zahlen wirklich als Werte gelten können, die unmittelbar untereinander verglichen werden

können. Es ergab sich dort bei 6 Bestimmungen von der Trockenkultur und von 4 Bestimmungen von der Feuchtkultur eine Differenz an Nervenlänge in Zentimeter pro cm² Blattfläche von 29,3 mit der nach dem Fehlerfortpflanzungsgesetz berechneten wahrscheinlichen Schwankung von ± 2,89; die Differenz beträgt also

Tabelle V.

Senf, Blatt 4 von unten; Nervenlänge in Zentimeter pro 1 cm² Blattfläche.

Lage der untersuchten Stelle	Trockenkultur	Feuchtkultur
Oberste Fieder	91,0	58,2
Mittlere „	81,1	62,3
„ „	107,7	66,1
„ „	92,6	.
Untere „	92,1	66,5
„ „	91,1	.
Im Mittel	**92,6** ± 2,48	**63,3** ± 1,48
	Differenz **29,3** ± 2,89	

mehr als das Zehnfache der wahrscheinlichen Schwankung und es kann somit als gänzlich gesichertes Ergebnis festgestellt werden, daß dieses Trockenblatt eine bedeutend dichtere Blattnervatur hat als das entsprechende Feuchtblatt.

Wir wenden uns nunmehr wieder zur Betrachtung der Tabelle III. Auch hier soll die Wahrscheinlichkeitsrechnung Anwendung finden, wie es auch in Tabelle V geschehen ist. Dabei muß jedoch ein Punkt beachtet werden: Wie weiter unten noch näher erläutert wird, ist es ein allgemeines Gesetz bei den Pflanzen, daß die morphologischen und anatomischen Verhältnisse der Pflanze eine sukzessive Veränderung von unten nach oben zeigen, wie es auch in Tabelle III in der Dichte der Blattnervatur hervortritt. Das zeigte auch Heuser (S. 405) für Weizen, ferner für dieselbe Pflanze Kolkunoff (zitiert nach Heuser, S. 407). Da sich so zwei steigende Reihen bilden, so ist klar, daß bei einem

Tabelle VI.

Durchschnittliche Nervenlänge in Zentimeter pro cm² Blattfläche der drei untersuchten Senfpflanzen.

	Blätter				
	1	2	3	4	5
Trockenkultur	63,7 ± 3,40	70,7 ± 2,97	79,2 ± 2,49	90,1 ± 4,28	100,3 ± 9,91
Feuchtkultur	54,7 ± 0,68	57,7 ± 1,53	62,7 ± 1,57	61,9 ± 1,81	76,0 ± 6,0
Differenzen	9,0 ± 3,47	13,0 ± 3,34	16,5 ± 2,94	28,2 ± 4,65	24,3 ± 11,59

Gesamtvergleich dieser Reihen die Differenzen mit einer außerordentlich großen wahrscheinlichen Schwankung behaftet sein müssen, die das wahre Bild verdeckt. Wir können vielmehr in vorliegendem Fall nur die jeweils auf gleicher Insertionshöhe stehenden Blätter der 3 Pflanzen der Trocken- und der Feuchtkultur miteinander vergleichen, wie das in Tabelle VI geschehen ist.

Man sieht also, daß, wenigstens bei den Blättern 2—4, die Differenzen über der dreifachen wahrscheinlichen Schwankung liegen und somit als sicher gelten können. Man kann auch die Blätter bis zu einer gewissen Höhe miteinander vergleichen, z. B. Blatt 1—7 der Pflanzen 1 und erhält so

Trockenkultur . . .	$86{,}8 \pm 3{,}96$
Feuchtkultur . . .	$67{,}3 \pm 3{,}98$
Differenz	$19{,}5 \pm 5{,}62$

Auch hier kann also die Differenz als sicher gelten, da sie die wahrscheinliche Schwankung um mehr als das Dreifache überschreitet. Noch günstiger würde sich ein Vergleich der Feuchtpflanze 3 mit den Trockenpflanzen gestalten, weniger gut bei Feuchtpflanze 2, doch erscheint es unnötig, alle Differenzen zu bilden; die Angaben in Tabelle III geben alles nötige Material für denjenigen, der dies nachprüfen will. Es muß schließlich noch darauf aufmerksam gemacht werden, daß es auch zweifellos berechtigt ist, nur die mittleren Blätter zum Vergleich heranzuziehen: sie stellen die eigentlichen Assimilationsblätter dar; nach oben zu werden die Blätter ja immer kleiner: sie nehmen den Charakter von Hochblättern an; es sind diejenigen, bei denen sich der fragliche Unterschied verwischt. Man ersieht dies am besten aus den in Tabelle VII mitgeteilten Größenverhältnissen der Blätter. Hier treten eben ganz andere Gesetzmäßigkeiten auf, die nicht so der Variabilität durch äußere Einflüsse unterworfen sind (ebenso wie bei den untersten Blättern des Sprosses, bei denen ja auch hier die Unterschiede nicht so deutlich sind). Es ist das eine bereits bekannte Erscheinung, auf die wir noch zurückkommen werden.

Aus theoretischem Interesse sei nun noch auf eine andere, exaktere Anwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung eingegangen, die jedenfalls auch für andere ähnlich liegende Fälle von prinzipieller Bedeutung sein kann und daher noch genauer erörtert werden soll.

Es ist oben schon angedeutet worden, daß die steigende Reihe, wie sie die Verdichtung der Blattnervatur von unten nach oben bildet, nicht ohne weiteres der Wahrscheinlichkeitsrechnung zugänglich ist. Der Grund hierfür ist folgender: Man sieht sofort ein, daß beispielsweise Blatt 8 der Feuchtkultur 1 mit der Nervenlänge 127,3 cm, aber nur 17,1 cm² Blattfläche nicht gleichwertig etwa Blatt 4 sein kann mit 58,2 cm Nervenlänge, aber 55,5 cm² Blattfläche. In Wirklichkeit überwiegt die geringere Nervendichte, da sie auf einer bedeutend größeren Blattfläche vorkommt, viel mehr als es sich bei einer einfachen Mittelbildung ergeben muß.

Bildet man aus diesen beiden Zahlen das arithmetische Mittel der Nervenlänge, so erhält man:

$$\begin{array}{r} 58{,}2 \\ 127{,}3 \\ \hline 185{,}5 : 2 = 92{,}8. \end{array}$$

Geht man jedoch, was unstreitig der einzig richtige Weg ist, von dem einzelnen cm² aus, so hat man bei

Blatt 4	55,5 cm² mit je	58,2 cm Nervenlänge	= 3230,1 cm	Gesamtnervenläng[e]
„ 8	17,1 „ „ „	127,3 „ „	= 2176,8 „	„
Gesamt-cm² von Blatt 4 und 8	72,6 cm²	Gesamtnervenlänge von Blatt 4 und 8	5406,9 cm	

Dividiert man nun diese Gesamtnervenlänge durch die Gesamtanzahl der cm², so erhält man 5406,9 : 72,6 = 74,6 cm Nervenlänge; dies ist erst der tatsächliche Mittelwert.

Tabelle VII.

Blatt Nr.	Feuchtkultur: Blattfläche in cm²	Feuchtkultur: Nervenlänge in cm pro cm² Blattfläche	Feuchtkultur: Blattfläche × Nervenlänge	Trockenkultur: Blattfläche in cm²	Trockenkultur: Nervenlänge in cm pro cm² Blattfläche	Trockenkultur: Blattfläche × Nervenlänge
1	14,0	54,0	756,0	5,8	59,2	343,4
2	18,3	54,7	1001,0	9,9	70,4	697,0
3	41,1	62,3	2560,5	11,4	85,4	973,6
4	55,5	58,2	3230,1	13 6	91,0	1237,6
5	54,8	66,8	3660,6	13,0	89,4	1162,2
6	45,5	69,3	3153,2	12,7	96,2	1221,7
7	25,0	106,0	2650,0	9,0	116,0	1044.0
8	17.1	127,3	2176,8	4,7	112,7	529,7
Zusammen	271,3	598.6 : 8	19188,2 : 271,3	80,1	720,3 : 8	7209,2 : 80,1
Tatsächliches Mittel		= 74,8 ± 6,69	= 70,7		= 90,0 ± 4,46	= 90,0

Wendet man dieses Prinzip auf die ganze Blattreihe der Feucht- und der Trockenpflanzen 1 der Tabelle III an, so erhält man die in Tabelle VII und VIII aufgeführten Werte. Wie man sieht, unterscheiden sich die beiden Mittelwerte bei der Trockenpflanze überhaupt nicht, was an dem gleichmäßigen Abstieg und Aufstieg der Größe Fläche × Nervenlänge dieser Reihe liegt, der bei der Feuchtpflanze nicht so gleichmäßig ist; daher bei dieser der neue Mittelwert etwas vom alten differiert (70,7 gegen 74,8). Der neue Wert verschiebt sich dabei nach unten, weil die Mehrzahl der Fälle unter dem Mittel liegt. Am besten erkennt man dies aus den in Tabelle VIII aufgeführten Einzeldifferenzen, die durch + und — kenntlich gemacht sind.

Was dies alles jedoch bedeutet, ergibt sich erst bei Anwendung des gleichen Prinzips auf die Feststellung der wahrscheinlichen

Tabelle VIII.

Feuchtkultur			Trockenkultur		
Zahl der Fälle = cm² Blattfläche	Einzel-Differenz	Zahl der Fälle × Differenz	Zahl der Fälle = cm² Blattfläche	Einzel-Differenz	Zahl der Fälle × Differenz
14,0	— 16,7	— 233,80	5,8	— 30,8	— 178,64
18,3	— 16,0	— 292,80	9,9	— 19,6	— 194,04
41,1	— 8,4	— 345,24	11,4	— 4,6	— 52,48
55,5	— 12,5	— 693,75	13,6	+ 1,0	+ 13,60
54,8	— 3,9	— 213,72	13,0	— 0,6	— 7,80
45,5	— 1,4	— 63,70	12,7	+ 6,2	+ 78,74
25,0	+ 35,3	+ 882 50	9,0	+ 26,0	+ 234,00
17,1	+ 56,6	+ 967,86	4,7	+ 22,7	+ 106,69
Summe aller Differenzen		3693,37			865,99

$$R = \frac{(v)}{n\sqrt{n-1}} \times 0{,}845 = \frac{3693{,}37}{271{,}3\sqrt{270{,}3}} \times 0{,}845 = \pm 0{,}70$$

$$R = \frac{(v)}{n\sqrt{n-1}} \times 0{,}845 = \frac{865{,}99}{80{,}1\sqrt{79{,}1}} \times 0{,}845 = \pm 1{,}02$$

Schwankung. Wir müssen nun auch hier die jeweilige Einzelschwankung mit der Zahl der Fälle, d. h. hier der Anzahl der cm² des betreffenden Blattes multiplizieren und die Gesamtanzahl der cm² sämtlicher Blätter einer Reihe als Einzelbeobachtungen nehmen, so wie es in Tabelle VIII dargestellt ist. Hiermit erhält man eine sehr geringe wahrscheinliche Schwankung, welche der nach der ersten Methode gewonnenen nochmals gegenübergestellt werden soll:

	Gewöhnliche Methode	korrigierte Methode
Trockenblatt . . .	90,0 ± 4.46	90.0 ± 1,02
Feuchtblatt . . .	74.8 ± 6,69	70,7 ± 0,70
Differenz	15,2 ± 8,04	19,3 + 1,24

Die Differenz, d. h. die tatsächlich größere Nervenlänge in den Blattspreiten der Blätter der Trockenpflanzen gegenüber derjenigen der Feuchtpflanzen, ist somit gänzlich sichergestellt.

Natürlich liegt in dieser Maßnahme eine gewisse Willkür; jedoch wurde in Tabelle IV und V gezeigt, daß in der Tat der gefundene Wert den richtigen Mittelwert darstellt. Aber selbst wenn, bei Vorlage aller Beobachtungen, d. h. wenn die Nervendicht aller cm² der sämtlichen Blätter bestimmt worden wäre, die Differenz das Doppelte der so gefundenen betragen würde, ein gänzlich unwahrscheinlicher Fall, so würde doch das Ergebnis mit 19,3 ± 2,47 dasselbe bleiben.

Eine andere Schwierigkeit darf jedoch nicht verhehlt werden: Daß nämlich eine völlige Anpassung an das Gauß'sche Fehlerverteilungsgesetz hier nicht erreicht werden kann. Wie man sich leicht überzeugen kann, bestehen erhebliche Differenzen zwischen der Verteilung der gefundenen Fälle innerhalb der n-fachen wahrscheinlichen Schwankung zu den berechneten. Das ist aber sicherlich kein theoretischer, sondern lediglich ein methodischer Übelstand. Der Grund liegt darin, daß für jedes Blatt nur eine Messung ausgeführt wurde. Es ist natürlich technisch eine zu große Arbeit, die Maschendichte für jeden einzelnen cm^2 zu bestimmen. Aber erst bei Vorlage aller dieser Messungen könnte geprüft werden, ob sich die gefundenen Werte tatsächlich dem Fehlerverteilungsgesetz anpassen; sicherlich besser als bei den vorliegenden Messungen, da die dann gefundenen Werte um das vorliegende Mittel nach oben und unten schwankten; und es würden dann sicherlich auch alle Übergänge zwischen den einzelnen Maschendichten erscheinen, die wir hier vermissen. Doch sicherlich auch nur bis zu einem gewissen Grade, da ja ein jedes Blatt seine typische Maschendichte hat, wie oben gezeigt wurde. Es werden sich also stets einzelne Gruppen ergeben, entsprechend den einzelnen Blättern.

Gleichwohl können wir von einer gewissen Anpassung an das Fehlerverteilungsgesetz sprechen, insofern als ganz unzweifelhaft um das für die jeweilige Pflanze charakteristische Mittel eine Häufung in der Zahl der Fälle vorhanden ist, wie sie in der größeren Flächenentwicklung der diesem Mittel entsprechenden Blätter gegenüber den extremen Werten hervortritt. Das sei hervorgehoben in Hinsicht auf etwaige Einwendungen, die gegen die Anwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung bei ähnlichen Messungen erhoben werden könnten.

Jedenfalls kann als sicher gelten, daß die Trockenpflanzen eine erheblich dichtere Blattnervatur ausbilden, also starke Vermehrung der Leitungsbahnen zeigen im Vergleich zu den Feuchtpflanzen; oder wenn wir uns exakter ausdrücken wollen: Daß die Verdichtung der Blattnervatur, die beim Senf normalerweise mit fortschreitender Insertionshöhe der Blätter stetig zunimmt, bei den Trockenpflanzen früher und intensiver eintritt als bei den Feuchtpflanzen, bei welch letzteren, wie aus Tabelle III zu ersehen ist, schließlich bei den obersten Blättern die Dichtigkeit jener erreicht wird.

Um noch weiterhin zahlenmäßig die Ausbildung der Leitungsbahnen zu verfolgen, wurden bei Trocken- und Feuchtpflanze 1 in den Blättern 3—8 die Anzahl der Blattstielleitungsbahnen festgestellt und auf 1 cm^2 Blattfläche und auf 1 cm Nervenlänge berechnet. Die Anzahl der Tracheen wurde in der Mitte zwischen der untersten Fieder und dem Blattgrund bestimmt; die erhaltenen Zahlen sind in Tabelle IX zusammengestellt.

Tabelle IX.

Senf, Pflanze 1; Anzahl der Tracheen in der Mitte des Blattstiels.

Blatt Nr. von unten	Trockenkultur			Feuchtkultur		
	Blattfläche in cm^2	Anzahl der Tracheen (im Blattstiel und) auf 1 cm^2 Blattfläche	..cm Blattnerven auf 1 Trachee	Blattfläche in cm^2	Anzahl der Tracheen (im Blattstiel und) auf 1 cm^2 Blattfläche	..cm Blattnerven auf 1 Trachee
3	11,4	(149) 13,1	6,9	41,1	(229) 5,4	12,0
4	13,6	(140) 10,3	8,8	55,5	(311) 5,6	10,4
5	13,0	(169) 13,0	6,8	54,8	(298) 5,4	12,4
6	12,7	(164) 12,9	7,5	45,5	(293) 6,4	10,8
Im Mittel		**12,3** ± 0,50 Differenz 6,6 ± 0,54	**7,3** ± 0,32		**5,7** ± 0,20	**11,4** ± 0,39 Differenz 4,1 ± 0,50

Wie bei den Leitungsbahnen der Blattspreite zeigt sich also auch hier eine erhebliche relative Vermehrung der Leitungsbahnen, über das Doppelte; die Differenz von 6,6 mit der wahrscheinlichen Schwankung ± 0,54 ist völlig sichergestellt. Bezieht man die Anzahl der Blattstielleitungsbahnen auf die Dichte der Blattnervatur, wie sie in Tabelle III mitgeteilt ist, indem man berechnet, welche Nervenlänge in der Blattspreite auf eine Blattstieltrachee entfällt, so ergibt sich, daß im Feuchtblatt auf eine Trachee des Blattstiels eine größere Nervenlänge in der Blattspreite entfällt als im Trockenblatt, was durch die relative Vermehrung der Blattstielleitungsbahnen im Trockenblatt bedingt sein muß. Es fällt das noch mehr ins Gewicht, wenn man beachtet, daß die Blattstieltracheen beim Trockenblatt auf eine dichtere Blattnervatur bezogen werden müssen.

Diese Vermehrung der Leitungsbahnen im Blattstiel wird teilweise wieder dadurch kompensiert, daß die Tracheen der Feuchtpflanze durchweg weiter sind als die der Trockenpflanze: Der Durchmesser der größten Tracheen betrug im Blattstielmittelbündel bei jenen $28 \times 40\ \mu$, bei diesen $20 \times 20\ \mu$. Es hat dies wohl seinen Grund darin, daß bei der Trockenpflanze mehr Verbindungsbahnen (Tracheiden und weniggliedrige Gefäße) gebildet werden; wenigstens habe ich früher feststellen können (Rippel, I, S. 46 ff.), daß sich an Stellen erhöhter Inanspruchnahme der Leitungsbahnen solche Verbindungsbahnen einschalten, ein Fall, der bei der Trockenpflanze überall verwirklicht sein muß (vgl. weiter unten).

Um zu zeigen, daß die hier für den Senf mitgeteilten Feststellungen auch für andere Pflanzen Geltung haben, seien ähnliche

Messungen an Efeublättern (*Hedera Helix* L.) mitgeteilt, die an Material gewonnen wurden, das am natürlichen Standort gesammelt wurde. Diese Untersuchung liegt bereits 3 Jahre zurück; ihre Weiterführung war damals durch die Kriegsereignisse unterbrochen worden. Die dabei erhaltenen Ergebnisse hatten den Anlaß gegeben, die gefundenen Gesetzmäßigkeiten an einwandfreiem Kulturversuch hinsichtlich der Beteiligung der Bodentrockenheit an den beobachteten Veränderungen nachzuprüfen. Die erhaltenen Ergebnisse sind in Tabelle X zusammengestellt.

Aus dieser Tabelle ist zu ersehen, daß abgesehen von 1 und 2, die als Blütensproßblätter eine besondere Organisation zeigen, die Dichte der Nervatur innerhalb geringer Grenzen schwankt; sie ist auch hier ganz offenbar mit größerer Trockenheit des Standorts dichter. Es berechnen sich dabei folgende Differenzen (bei je 4 Bestimmungen für jedes Blatt):

zwischen	5	und	11 . . .	$3,7 \pm 1,21$
,,	3	,,	11 . . .	$11,3 \pm 1,19$
,,	4	,,	11 . . .	$6,2 \pm 1,02$
,,	7	,,	11 . . .	$3,0 \pm 1,21$
,,	3	,,	8 . . .	$9,9 \pm 0,80$
,,	4	,,	8 . . .	$4,8 \pm 0,59$ usw.

Naturgemäß übersteigt die Differenz nicht überall das Dreifache der wahrscheinlichen Schwankung, aber doch in sehr vielen Fällen, so daß das allgemeine Bi d der Verdichtung der Blattnervatur mit zunehmender Trockenheit des Standorts als gesichert hervortritt. Man beachte vor allem die Stellung von Blatt 5, einer Topfpflanze aus einem Zimmer, das sich in Dichte der Nervatur und Anzahl der Spaltöffnungen direkt den Sonnenblättern nähert, aber zweifellos lediglich von der Bodentrockenheit, in Verbindung mit Lufttrockenheit, beeinflußt war.

Diese Vermehrung der Leitungsbahnen zeigt sich noch deutlicher, wenn man die Anzahl der Leitungsbahnen im Blattstiel feststellt. Früher habe ich (Rippel I, S. 46) Montemartini gegenüber, der eine Vermehrung der Blattstielleitungsbahnen bei Sonnenblättern im Vergleich mit Schattenblättern festgestellt hat, den Einwand gemacht, daß, bei der oft sehr schwankenden Anzahl der Tracheen im Verlaufe des Blattstiels, zu Vergleichszwecken nur die Minimalanzahl der Tracheen im Verlaufe des Blattspiels verwendet werden könne. Dieser Gesichtspunkt wurde daher hier eingehend berücksichtigt: Es wurden sukzessive Querschnitte durch den Blattstiel gemacht, im Abstand von 5 bis 0,5 cm, je nach dem Bild, das sich beim Zählen ergab; die Minimalanzahl der Tracheen fand sich 2—1—0,5 cm unterhalb der Spreitenbasis, manchmal auch erst unmittelbar unterhalb derselben. Daß beim Efeu die Minimalanzahl der Tracheen so weit nach oben verschoben ist, während sie bei den von mir früher untersuchten Blättern meist in der Mitte lag, hat seinen Grund vermutlich in dem noch einige Zeit anhaltenden Dickenwachstum des Blattstiels, das sich nach der Achse zu stärker bemerkbar macht als

Tabelle X. **Hedera Helix L.**

	Standort des Blattes	Nervenlänge in cm pro cm² Blattfläche		Anzahl der Blattstieltracheen pro 1 cm² Blattfläche	Auf 1 Blattstieltrachee kommen . . cm Nervenlänge in der Spreite	Anzahl der Spaltöffnungen pro 1 mm² Blattfläche
Blütensproß-Blätter	1. sonnig	47,4 50,0 51,0 54,8	50,6 ± 1,02	36,0	1,4	206
	2. schattig	41,3 50,0 52,0 58,3	50,3 ± 2,32	25,4	2,0	212
Blätter des vegetativen Sprosses	3. sonnig nach Süden	40,4 45,7 46,5 50,0	46,9 ± 0,75	33,6	1,4	230
	4. sonnig nach Süden	40,0 41,4 41,8 43,9	41,8 ± 0,52	28,0	1,5	222
	5. Zimmer nach Norden	36,0 39,0 41,0 41,0	39,3 ± 0,85	25,4	1,5	195
	6. offen nach Norden	34,3 39,2 40,0 43,5	39,3 ± 1,22	25,8	1,5	182
	7. sonnig nach Süden	35,0 38,7 39,0 41,5	38,6 ± 0,85	22,5	1,8	240
	8. nach Norden	36,4 36,5 37,3 37,9	37,0 ± 0,29	15,3	2,4	132
	9. offen nach Norden	35,0 37,4 38,0 38,5	37,2 ± 0,54	15,5	2,4	145
	10. unter Busch nach Norden	36,3 37,6 38,4 41,9	38,6 ± 0,41	9,0	4,3	143
	11. tiefer Baumschatten, kultiviert	32,6 36,3 36,7 37,5	35,6 ± 0,81	5,6	6,4	149

Tabel[illegible]

Senf-Kulturen; Anzahl der Spaltöffnung[illegible]

Blatt Nr. von unten	Trockenkultur					
	Pflanze 1		Pflanze 2		Pflanze 3	
	oben	unten	oben	unten	oben	unten
1	87.5; 95,7; 63 6 → 81,9 ± 7,5	198,8; 190,8; 206,7 → 198,8 ± 3,18	71,6; 95,4; 103,4 → 89,8 ± 7,47	302,1; 310,1; 310,1 → 307,7 ± 2,07	135,2; 143,1; 127,2 → 135,2 ± 3,18	302,1; 310,1; 318,0 → 3[illegible] ± [illegible]
2	95,7; 95,7; 95,7 → 95,7 ± 0	198,8; 302,1; 270,3; 357,8 → 282,2 ± 22,34	143,1; 135,2; 111,3 → 129,6 ± 7,47	326,0; 318,0; 326,0 → 323,6 ± 2,07	103,4; 135,2; 127,2; 143,1 → 127,2 ± 5,80	349,8; 357,8; 357,8 → 35[illegible] ± [illegible]
3	127,2; 143,1; 151,1 → 140,7 ± 5,25	341,9; 357,8; 349,8 → 349,8 ± 3,18	286,2; 294,2; 286,2 → 288,6 ± 2,07	405,5; 318,0; 357,8; 389,6 → 368,1 ± 14,55	159,0; 151,1; 159,0 → 156,6 ± 2,54	[3] → 39[illegible] ± 1[illegible]
4	[1] → 143,1 ± 2,54	[2] → 357,8 ± 4,69	206,7; 182,9; 190,8 → 193,2 ± 5,25	413,4; 389,6; 389,6 → 397,5 ± 6,38	206,7; 182,9; 190,8 → 193,2 ± 5,25	405,5; 381,6; 437,3 → 40[illegible] ± 1[illegible]
5	174,9; 198,8; 143,1 → 172,5 ± 11,61	397,5; 349,8; 397,5 → 381,6 ± 12,7	—	—	—	—
6	206,7; 206,7; 214,7 → 209,1 ± 3,98	397,5; 357,8; 333,9 → 363,3 ± 13,75	—	—	—	—
7	270,3; 365,7; 341,9 → 326,0 ± 22,18	516,6; 461,1; 485,0; 508,8 → 492,9 ± 9,7	—	—	—	—

[1] 159,0, 143,1, 135,2, 143,1, 135,2, 159,0, 127,2 143,1.
[2] 365,7, 341,9, 373,7, 326,0, 373,7, 373,7, 341,9, 349,8, 373,7.
[3] 389,6, 333,9, 421,4, 429,3, 421,4.

oben. Die Erscheinung, daß an Stecklingen von Efeublättern das Kambium des Blattstiels in Dickenwachstum übergeht (z. B. Jost I, S. 130), hängt sicherlich mit dieser Erscheinung zusammen.

Die so gefundene Minimalanzahl der Tracheen wurde dann zur Berechnung der auf 1 cm² Blattfläche entfallenden Tracheen benutzt. Wie man aus Tabelle X ersieht, ergibt sich dann auch in der Tat in Übereinstimmung mit Montemartinis Feststellung eine erhebliche Zunahme der Blattstielleitungsbahnen mit zunehmender Trockenheit des Standorts, die relativ viel bedeutender ist als die Verdichtung der Blattnervatur, so daß bei Berechnung der auf eine Trachee des Blattstiels entfallenden Nervenlänge in der Blattspreite bei den Feuchtblättern sich eine

[.

o mm² Blattfläche (vergl. Tab. III).

Feuchtkultur					
Pflanze 1		Pflanze 2		Pflanze 3	
oben	unten	oben	unten	oben	unten
47,7; 55,7; 55,7 — 53,3 ± 2,54	167,0; 174,9; 174,9 — 172,5 ± 2,54	71,6; 79,5; 71,6 — 77,1 ± 2,07	214,7; 190,8; 190,8; 214,7 — 202,7 ± 5,80	⁶) — 67,6 ± 4,53	190,8; 206,7; 190,8 — 196,4 ± 4,22
55,7; 55,7; 55,7 — 55,7 ± 0	174,9; 159,0; 143,1 — 159,0 ± 6,36	55,7; 87,5; 79,5 — 74.9 ± 7,47	230,6; 222,6; 222,6 — 225,0 ± 2,07	55,6; 39,8; 55,6; 55,6 — 51,7 ± 2,94	214,7; 159,0; 174,9; 222,6 — 193,2 ± 12,6
71,6; 87,5; 79,5 — 79,5 ± 3,18	278,3; 294,2; 294,2 — 288,6 ± 4,29	79,5; 71,6; 87,5 — 79,5 ± 1,91	302,1; 286,2; 310,1 — 299,7 ± 5,25	87,5; 103,4; 103,4 — 97,8 ± 4,29	⁸) — 324,4 ± 10,73
⁴) — 84,3 ± 2,2	⁵) — 276,7 ± 5,33	111,3; 119,1; 127,2 — 119,1 ± 1,91	357,8; 373,7; 373,7 — 368,1 ± 4,29	⁷) — 76,5 ± 3,18	⁹) — 337,9 ± 8,03
135,2; 135,2; 151,1 — 143,1 ± 4,29	397,5; 405,5; 429,3 — 411,0 ± 8,98	151,1; 167,0; 182,9; 174,9 — 169,3 ± 4,77	349,8; 421,4; 397,5 — 389,8 ± 15,82	103,4; 103,4; 111,3 — 105,7 ± 2,07	349,8; 341,9; 357,8 — 349,8 ± 3.18
206,7; 206,7; 159,0 — 190,1 ± 12,72	461,1; 405,5; 469,1 — 445,2 ± 15 82	151,1; 198,8; 174,9; 159,0 — 170,9 ± 7,79	469,1; 429,3; 461,1 — 453,2 ± 9,46	174,9; 182,9; 167,0 — 174,9 ± 3,18	500,9; 485,0; 516,8; 540,6 — 511,2 ± 8,75
294,2; 341,9; 333,9 — 323,6 ± 11,53	612,2; 588,3; 644,0 — 614,5 ± 11,53	238,5; 254,4; 230,6 — 240,9 ± 5,25	461,1; 492,9; 500,9 — 485,0 ± 9,46	230,6; 222,6; 214,6 — 222,6 ± 3,18	516,8; 492,9; 447,0 — 495,3 ± 8,35

⁴) 71,6, 87,5, 79,5, 87,5, 87,5, 79,5, 87,5, 103,4, 71,6.
⁵) 270,3, 262,4, 262,4, 246 5, 294,2, 254,4, 302,1, 238,5, 310,1, 302,1, 294,2, 286,2.
⁶) 79.5, 63,6, 87,5, 39,8, 63,6, 71,6.
⁷) 79,5, 71,6, 47,7, 79,5, 87,5, 87,5, 79 5.
⁸) 341.9, 302,1, 333,9, 254,9, 365,7, 333,9.
⁹) 326 0, 302,1, 302,1, 326,0, 326,0, 294,2, 421,4, 381,6, 349,8, 349,8.

bedeutend höhere Zahl ergibt, wie aus Tabelle X zu ersehen ist und wie es auch in Tabelle IX für den Senf gezeigt wurde. Bezüglich der Ursache dieser Erscheinung sei auf die oben gemachten und besonders auf die weiter unten folgenden Ausführungen verwiesen.

Die Verteilung der Spaltöffnungen.

Die Anzahl der Spaltöffnungen ist bei der normalen Pflanze den gleichen Veränderungen unterworfen, wie die Zunahme bzw. Abnahme der Leitungsbahnen, und zwar in gleichem Sinne, sie steht wohl auch in unmittelbarem organischem Zusammenhang mit jener. Die vorliegenden Beobachtungen decken sich somit mit den von Yapp (S. 826) für *Spiraea Ulmaria* L., von Neese (S. 170) für den Blütensproß von Holzpflanzen und von Heuser

(S. 403) für den Weizen gemachten Beobachtungen. Es handelt sich also um eine allgemein verbreitete Erscheinung. Auch die von Neese bei den höchst inserierten Blättern wieder erfolgende Abnahme der Spaltöffnungen macht sich hier an einigen Stellen bemerkbar. Es hat fast den Anschein, als ob die Trockenpflanzen diese Erscheinung intensiver zeigen als die Feuchtpflanzen; doch wurde hier nur auf die Ausbildung der eigentlichen vegetativen Organe geachtet.

Die Zählungen der Spaltöffnungen, die den Zahlen der Nervendichte in Tabelle III entsprechen, sind in Tabelle XI zusammengestellt. Man sieht, wie Verdichtung der Blattnervatur und Zunahme der Spaltöffnungen einander parallel gehen. Die Vermehrung ist besonders auf der Blatt**oberseite** beträchtlich, vielleicht weil dort infolge der geringeren Zahl der Spaltöffnungen die Bedingungen zur Neubildung günstiger sind. Auch Neese teilt (S. 170) mit, daß die Hochblätter zahlreichere Spaltöffnungen auf der Blattoberseite haben als die Laubblätter, oder auch, daß diese erst bei jenen auftreten, während sie diesen fehlen. Dasselbe hat Heuser (S. 403) für den Weizen festgestellt. Wir werden weiter unten hierauf noch zurückkommen.

Die Zählungen der Spaltöffnungen wurden an gleicher Stelle vorgenommen wie die Bestimmung der Nervendichte, und zwar jedesmal mindestens 3 Zählungen, manchmal auch mehr und an anderen Stellen des Blattes, wie aus Tabelle XI zu ersehen ist. Auch die wahrscheinlichen Schwankungen sind in der Tabelle mitgeteilt; es ist wohl nicht nötig, näher auf die Differenzen einzugehen, die man sich leicht bilden kann; nur für die beiden genauer untersuchten Blätter 4 von Pflanze 1 der Trocken- und Feuchtkultur sei die Differenz mitgeteilt:

	Blattoberseite	Blattunterseite
Trockenkultur . . .	143,1 ± 2,45	357,8 ± 4,69
Feuchtkultur	84,3 ± 2,2	276,7 ± 5,33
Differenzen	58,8 ± 3,36	81,1 ± 7,10

Die Unterschiede sind also gänzlich sichergestellt. Wie oben für die Leitungsbahnen, so ergibt sich also auch für die Verteilung der Spaltöffnungen, daß die bei den Blättern der normalen Pflanze von unten nach oben fortschreitende bedeutende Vermehrung der Spaltöffnungen bei den Trockenpflanzen früher und intensiver eintritt als bei den Feuchtpflanzen.

Auch bei den untersuchten Efeublättern zeigte sich mit zunehmender Maschendichte eine Vermehrung der Spaltöffnungen, wie aus Tabelle X, der diese Zahlen zugefügt sind, zu ersehen ist. In Tabelle XII sind ferner einige der zahlreichen Einzelzählungen zusammengestellt, die zeigen, daß die Unterschiede genügend begründet sind, sie betragen z. B. zwischen Blatt 3 und 10:

Tabelle XII.

Hedera Helix L. (vgl. Tabelle X).

Anzahl der Spaltöffnungen pro mm² Blattfläche auf Blattunterseite.

Blatt 3	5	7	8	10
200	182	264	136	145
182	172	264	145	136
200	163	245	145	136
227	154	255	100	118
255	145	227	100	145
245	200	245	154	127
264	200	264	145	154
236	209	273	136	145
255	209	264	118	154
291	209	273	145	163
236	227	227	136	154
218	227	236	127	127
200	245	200	154	127
182	227	200	127	118
227	218	209	109	136
255	218	191	.	163
.	200	.	.	145
.	218	.	.	145
.	218	.	.	154
.	200	.	.	145
Im Mittel 230 ± 5,5	210 ± 3,8	238 ± 5,0	131 ± 2,4	141 ± 2,2

Tabelle XIII.

Anzahl der Spaltöffnungen pro mm² Blattfläche bei ... Nervenlänge (Tabelle X).

Blatt 5				Blatt 7			
36,0	39,0	41,0	41,0	35,0	38,7	39,0	41,5
182	200	218	227	200	264	227	264
172	200	200	227	200	273	245	264
163	209	218	245	209	227	264	245
154	209	218	227	191	236	273	255
145	209	200	218	.	.	.	.
Im Mittel 164 ± 4,6	202 ± 2,4	211 ± 3,5	229 ± 2,7	200 ± 2,2	250 ± 8,9	252 ± 8,0	257 ± 3,6

89,0 ± 5,9, zwischen 5 und 10 : 69,0 ± 4,4 usw. Blatt 7 fällt, wie Tabelle X zeigt, aus der sonst ziemlich einheitlichen Reihe heraus ohne erkennbaren Grund. Schließlich zeigt Tabelle XIII noch die spezialisierten Zählungen der Spaltöffnungen bei den Blättern 5 und 7 der Tabelle X auf den vier Stellen, aus denen die in dieser Tabelle angeführten Bestimmungen der Nervendichte gemacht wurden. Man sieht, daß auch hier die Zunahme der

Spaltöffnungen der Verdichtung der Nervatur parallel geht. Die Differenzen sind z. B.

Blatt 5 bei 36 und 39 : 38,0 ± 5,2
„ 39 „ 41 : 27,0 ± 3,5,

sind also genügend gesichert.

Weitere anatomische Einzelheiten.

1. Spaltöffnungen und Epidermis.

Außer der bald zu schildernden Verkalkung und Verschleimung einzelner Spaltöffnungen bei einigen Trockenpflanzen zeigt der Bau der Spaltöffnungen zwischen Trocken- und Feuchtpflanze keine sehr tiefgreifenden Unterschiede. Vielleicht sind die Spaltöffnungen bei der Trockenpflanze ganz wenig eingesenkt, während sie bei der Feuchtpflanze eine ganz geringfügige Erhöhung bilden; doch ist dieser Unterschied nur sehr gering, weshalb auch auf eine Abbildung verzichtet werden soll, da die Auswahl zu willkürlich scheint. Dagegen sind in der Flächenaufsicht die Spaltöffnungen des Trockenblattes deutlich kleiner als die des Feuchtblattes: Bei Blatt 4 der Pflanzen 1 in Tabelle III und XI betrug die Länge bei ersterem durchweg 22 μ, die Breite 18 μ, bei letzterem die Länge durchweg 28 μ, die Breite 18—20 μ. Unter anderem erwähnt Sorauer die gleiche Erscheinung bei Feucht- und Trockenpflanzen der Gerste; Bott (S. 256) dasselbe für die Blätter der Schlehkrüppel des Würzburger Wellenkalkes.

Ganz besondere Beachtung in verschiedener Hinsicht verdient jedoch das jetzt näher zu schildernde Auftreten der verkalkten und verschleimten Spaltöffnungen bei den Trockenpflanzen. Angaben in der Literatur über eine ähnliche, die Spaltöffnungen betreffende Erscheinung konnte ich nirgends finden; doch scheinen einige andere Angaben, die weiter unten folgen, hiermit teilweise übereinzustimmen. Bei Trockenpflanze 1 konnte ich keine derartigen Spaltöffnungen finden, bei Trockenpflanze 2 in schwachem, bei Trockenpflanze 3 in stark ausgeprägtem Maße. Wie man aus den Tabellen III und XI ersieht, geht somit die stärkere Verkalkung der stärkeren Verzwergung, oder wie wir hier wohl besser sagen können, der stärkeren Reaktion auf die Bodentrockenheit parallel.

Von Kalkverbindungen scheint bei den Cruciferen nach den bisherigen Feststellungen kohlensaurer Kalk in den Trichomwandungen vorzukommen (Solereder I, S. 71), was auch in geringem Maße für den Senf zutrifft; oxalsaurer Kalk ist bisher in den vegetativen Organen der Cruciferen noch nicht gefunden worden (Solereder I, S. 67, 930; II, S. 347). Hier handelt es sich offenbar um Calciumsulfat.

Über die anatomischen Verhältnisse geben Figur 1—3 Aufschluß: Den normalen Spaltöffnungsapparat zeigt Figur 1 in der Flächenaufsicht; es ist der typische Cruciferen-Bau (Solereder, I, S. 67, 930; II, 347): 3 Nebenzellen, von denen die älteste die

größte, die jüngste die kleinste ist. Ein Vergleich mit der in Figur 2 in Flächenaufsicht abgebildeten verkalkten Spaltöffnung zeigt ohne weiteres, daß diese Verkalkung die beiden Schließzellen und die 3 Nebenzellen betrifft und bei den jüngsten Gliedern am intensivsten ist. Die größte, älteste, Nebenzelle bleibt meist teilweise noch frei von Kalk. Nicht immer erreicht die verkalkte Spaltöffnung dabei die Größe der in Figur 2 b abgebildeten; eine kleinere zeigt Figur 2 a; doch kommen auch noch größere vor. Auf der Blattunterseite sind absolut und relativ mehr derartige Gebilde

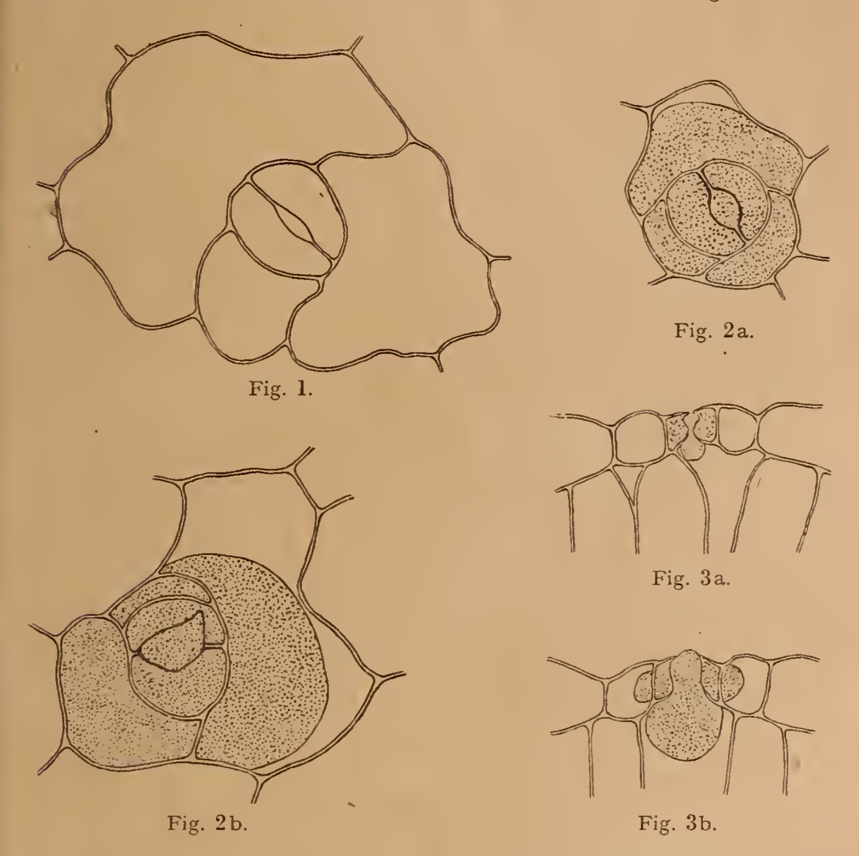


Fig. 1. Fig. 2a. Fig. 2b. Fig. 3a. Fig. 3b.

als auf der Oberseite, bei Blatt 4 der Trockenpflanze 3 schätzungsweise etwa 10 % aller Spaltöffnungen; eine genaue Zählung war nicht möglich, da sie zu unregelmäßig verteilt sind. Die Intensität und Häufigkeit der Verkalkung nimmt bei dieser Pflanze von unten nach oben ab, ist also bei den ältesten Blättern am größten. Bei Trockenpflanze 2 sind nur die beiden Schließzellen von der Verkalkung betroffen. Diese Gipsablagerung erinnert sehr an die von Stahl (II, S. 35) beobachtete Anreicherung von Cl in den Nebenzellen, wobei allerdings die Schließzellen selbst frei blieben; ich denke dieser Frage noch an frischem Material näher zu treten.

An dem Flächenschnitt erkennt man noch, daß der Spalt durch einen nach außen vorragenden Pfropf verschlossen ist, und daß ebenfalls ein größerer Pfropf innen vor dem Spalt in der Atemhöhle liegt. Figur 3 zeigt dies an einem Querschnittsbild für 2 verschieden intensiv ausgebildete Stadien noch deutlicher.

Die fraglichen Gebilde zeigen ein außerordentlich starkes Lichtbrechungsvermögen, weshalb sie in Chloralhydrat und Glyzerin deutlich hervortreten; in Wasser haben sie fast den Anschein von Öltropfen. Sie zeigen sich ganz leicht gekörnelt. Nach dem Lösen in Wasser zeigen sich die Schließzellen verquollen: der Spalt ist dann nur mehr als ganz kleine Öffnung vorhanden, die inneren Zellkonturen verschwommen. Farbstoff wird dann gespeichert. Aus allem ergibt sich, daß die Kalkmassen in dichten Schleim eingebettet sind. Beim Zerquetschen unter dem Deckglas zerfällt die Masse in große kantige Stücke.

Von der verschleimenden Grundsubstanz abgesehen, geben folgende mikrochemische Reaktionen Aufschluß über die chemische Natur: Beim Erhitzen mit konz. Schwefelsäure verwandeln sie sich in morgensternartige Gebilde. In verdünnter Salz- und Salpetersäure sofort löslich ohne Gasentwicklung. Schwer löslich in Wasser, aber verhältnismäßig leicht beim wiederholten Durchsaugen. In Wasser liegend bildet sich dabei oft peripher außerhalb ein Kranz von kleinen Einzelkristallen; es deutet das darauf hin, daß ein in Wasser schwer löslicher Körper vorliegt, der sich außerhalb infolge Überschreitens der Lösungskonzentration temporär niederschlägt, nach Art der bekannten Niederschlagszonen (Küster II, S. 77). Sehr schwer löslich in verdünnter Essigsäure. Bariumchlorid-Lösung zeigt keine Veränderung, aber in verdünnter Salzsäure + etwas Bariumchlorid bildet sich sofort ein dichter Haufen von Einzelkristallen in und um den ursprünglichen Komplex (Sulfat-Reaktion!). In Ammoniumoxalatlösung wird die Masse nach 24 Stunden körnig und ist jetzt nicht mehr löslich in Wasser. Nach diesen Reaktionen unterliegt es keinem Zweifel, daß Calciumsulfat vorliegt.

Daß Essigsäure schwächer einwirkt als destilliertes Wasser und auch Bariumchlorid allein kein sofortiges Ausfällen von Bariumsulfat verursacht, kann durch die Einbettung des Gipses in die Schleimgrundsubstanz bedingt sein, der bekanntlich das Eintreten von Essigsäure verhindern kann (Tunmann, S. 141). Vielleicht ist das auch der Grund dafür, daß der Gips hier in dieser merkwürdigen Form auftritt; man könnte an eine Art Schutzwirkung des Schleimes, nach Art der Schutzkolloide, denken, welche die normale Kristallisation verhindert. Die Zerstörung dieser Kittsubstanz durch Schwefelsäure würde diese dann erst ermöglichen. Auch die verhältnismäßig leichte Löslichkeit dieser immerhin beträchtlichen Aggregate in Wasser könnte mit dieser „Suspension" zusammenhängen.

Im Anschluß an diese mikrochemischen Reaktionen wurde dann noch eine kürzlich von Molisch (III) angegebene Reaktion auf Calcium mit gleichen Teilen Kalilauge (1 : 1) und Sodalösung (1 : 1) geprüft, von deren Brauchbarkeit ich mich durch Einwirkung auf frisch gefälltes Calciumsulfat überzeugte: Ich konnte an Flächenschnitten, am Rand des Schnittes, wo einige der fraglichen Gebilde vom Schnitt getroffen waren, schön die von Molisch abgebildeten Kristalle entstehen sehen, wobei hier hauptsächlich sechseckig-polygonale Täfelchen zur Ausbildung gelangten. Bei den nicht vom Schnitt getroffenen Komplexen war dies nicht immer deutlich zu erkennen; jedoch zeigten sie nach 48-stündigem Liegen in dieser Flüssigkeit und Auswaschen mit Wasser Gasentwicklung mit verd. HCl, waren also in $CaCO^3$ umgewandelt.

Eine ähnliche Erscheinung wie bei den hier beschriebenen Gebilden wird von Solereder (I, S. 82) für *Capparis*-Arten mitgeteilt; es ist vielleicht kein Zufall, daß es bei dieser, den Cruciferen nahestehenden Familie der Fall ist. Molisch beschreibt ebenfalls (II) von Capparis-Arten eigenartige Kalkkörper, die kein Calciumsulfat sein sollen; doch vermisse ich dort die Angabe über die Einwirkung von Bariumchlorid. Weiterhin hat Monteverde (Tunmann S. 75 und Molisch I, S. 51[1]) ähnliche Gebilde von Calciumsulfat beschrieben, die aber sicher erst beim Behandeln mit wasserentziehenden Mitteln sich niederschlagen. Leider war es in vorliegendem Falle nicht möglich, zu prüfen, wie diese Gebilde in der lebenden Pflanze aussehen, da ja das Untersuchungsmaterial in Alkohol konserviert war; so konnte leider diese interessante Frage nicht ausreichend geklärt werden.

Ganz kurz sei noch auf die Wellung der Seitenwände der Epidermiszellen eingegangen. Wie es Neese (S. 166) für die Laubblattregion der Holzpflanzen gezeigt hat, konnte ich auch beim Senf eine fortschreitende Reduktion in der Wellung von unten nach oben feststellen. Sie ist bei den Trockenpflanzen intensiver, wie sich aus der Gegenüberstellung der Blätter 4 der Trocken- und Feuchtpflanze 1 in Abbildung 4 und 5 ohne weiteres ergibt.

2. Die Ausbildung des Assimilationsparenchyms.

Die Ausbildung der Pallisadenzellen ist ebenfalls mit fortschreitender Insertionshöhe der Blätter einer Veränderung unterworfen. Bei Feuchtpflanze 3 beträgt z. B. bei Blatt 4 die Blattdicke 220—240 μ, wovon die Hälfte auf die Pallisadenzellen entfällt, bei Blatt 8 derselben Pflanze etwa 150 μ. Die Breite der Pallisaden in ersterem Falle 32—40, in letzterem 12—16 μ. Ein gleiches ergibt sich für die Blätter von Holzgewächsen nach Neese (S. 175). Ein Vergleich des entsprechenden Trockenblattes zeigt dann, daß auch die Reduktion in der Breite der Pallisaden hier früher und intensiver eintritt als beim Feuchtblatt.

---

[1]) Die Originalarbeit ist russisch und konnte daher nicht eingesehen werden.

Bei Blatt 4 der Trockenpflanze 3 war die Blattdicke etwa 200 μ, also um weniges geringer als beim entsprechenden Feuchtblatt (siehe oben), wovon die Hälfte wiederum auf die Pallisaden entfiel. Die Breite dieser dagegen betrug hier nur 16—20 μ, also etwa die Hälfte der des Feuchtblattes. Figur 4 und 5 zeigt das in der Flächenaufsicht bei gleicher Vergrößerung (etwa 290 fach).



Fig. 4.
Trockenpflanze 3, Blatt 4.

Das hat nun eine physiologisch bedeutsame Folge: Es steht in dem Trockenblatt den randständigen Chlorophyllkörnern eine weit größere Fläche zur Verfügung als im Feuchtblatt, so daß der Gehalt an Chlorophyllkörnern sehr vermehrt werden kann. Daß das in der Tat auch der Fall ist, geht aus der oben erwähnten dunkelgrünen Farbe der Trockenpflanze hervor. Eine einfache Berechnung erläutert dies am besten: Der durchschnittliche Durchmesser der Pallisaden des Trockenblattes verhält sich zu dem der Pallisaden des Feuchtblattes = 1 : 2; die Höhe ist bei beiden gleich und etwa das Sechsfache der Pallisadenbreite des Trockenblattes, also = 6. Berechnet man nun die Oberfläche einer Pallisade beim Feuchtblatt (wobei man die meist



Fig. 5.
Feuchtpflanze 3, Blatt 4.

2 Zellen hohe Schicht als eine einzige nehmen kann), so ergibt sich, die Pallisade als Zylinder angenommen, eine Mantelfläche von

$2 r \pi . h = 2 \times 3{,}17 \times 6 = 38{,}04$. Bei der Pallisade des Trockenblattes $2 r \pi . h = 1 \times 3{,}17 \times 6 = 19{,}02$. Eine Pallisade des Feuchtblattes nimmt einen Raum von $r^2 \pi . h = 2^2 \times 3{,}17 \times 6 = 76{,}08$ ein, die des Trockenblattes $1^2 \times 3{,}17 \times 6 \doteq 19{,}02$, also einen viermal so großen Raum ein, d. h. einer Pallisade des Feuchtblattes mit der Mantelfläche 38,04 entsprechen 4 Pallisaden im Trockenblatt mit der Mantelfläche $19{,}02 \times 4 = 76{,}08$. Es steht also im Trockenblatt den Chlorophyllkörnern ein $76{,}08 : 38{,}04 = 2$-mal größerer Standraum zur Verfügung. Es ist das offenbar ein Prinzip der Oberflächenvergrößerung, wie es Haberlandt (S. 158) ausgesprochen hat.

Die Reduktion der Zellgröße bei der Trockenpflanze.

Es ist oben schon angedeutet worden, daß es von besonderem Interesse war, die Zellgröße der in den vorliegenden Kulturen erzielten „Trockenzwerge" mit der der Feuchtpflanzen zu vergleichen. Um dies festzustellen, wurde der Flächeninhalt der Epidermiszellen der Blattoberseite nach bekannter Methode an drei verschiedenen Stellen bestimmt, indem stets die im Gesichtsfeld befindlichen Zellen aufgezeichnet wurden, aber mit Ausnahme der Spaltöffnungen und der Spaltöffnungsmutterzellen; es schien dies notwendig, da die Spaltöffnungen der Trockenpflanzen kleiner sind, eine Eigenschaft, die vielleicht in einer physiologischen Sonderfunktion begründet ist und die vielleicht mit der eigentlichen Reduktion in der Zellgröße nichts zu tun hat. Da hiervon auch die Spaltöffnungsmutterzellen betroffen sein könnten, so wurden auch diese von der Messung ausgeschaltet. Die Zellen wurden dann einzeln ausgeschnitten und ihr Flächeninhalt bestimmt. Die Epidermiszellen der Achse eigneten sich hierzu nicht, da die Größe der Zellen allzusehr schwankt, auch wenn nur die Stellen zwischen den Rippen berücksichtigt wurden, wie es Sierp getan hat. Vielleicht liegt das daran, daß hier die lokalen Verhältnisse, vielleicht Spannungsverhältnisse, zu ungleich sind.

Die Anwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung war einigermaßen umständlich, wie man gleich sehen wird. Sierp hat eine größere Fläche bestimmt und durch die Anzahl der Zellen auf dieser Fläche dividiert; es ist jedoch klar, daß auf diese Weise kein Überblick über die Einzelschwankung gewonnen werden kann, auf die es uns hier ankommt. Sehen wir uns daraufhin die in Tabelle XIV zusammengestellten Ergebnisse der Zellenmessungen an, vor allem die beiden letzten Spalten, die von Blatt 4 der Trocken- und Feuchtpflanze 3 erhalten sind. Die Einzelmessungen der Zellgröße geben das Gewicht der Zellenzeichnung in Gramm wieder; die Mittelzahlen und Differenzen sind auf die tatsächliche Größe, angegeben in 0,001 mm² (= 1 μ^2) ausgerechnet; die Angabe in μ^2 ist übersichtlicher wie die Angabe in mm²-Bruchteilen. In diesen beiden letzten Spalten ist der Unterschied in der Durchschnittsgröße mit 1428 μ^2 (Trockenkultur) gegen 4676 μ^2 (Feuchtkultur) recht beträchtlich. Die Berechnung der durch-

Tabelle XIV. **Senf, Größe der Epidermiszellen der Blattoberseite.**

Pflanze 1, Blatt 4 von unten				Pflanze 3, Blatt 4 von unten			
Trockenkultur		Feuchtkultur		Trockenkultur		Feuchtkultur	
0,048	I 1876 μ^2 r ± 190,4	0,051	III 2184 μ^2 r ± 392,0	0,022	I 952 μ^2 r ± 109,1	0,087	V 3220 μ^2 r ± 296,8
0,057		0,067		0,025		0,098	
0 061		0,082		0,026		0,105	
0,061		0,090		0,028		0,107	
0,062		0,098		0,029		0,113	
0,063		0,100	IV 3304 μ^2 r ± 274,4	0,030		0,118	
0,064		0,102		0,031		0,121	
0,067		0,106		0,033		0,128	
0,068		0,107		0,033		0,128	
0,072		0,109		0,035		0,129	
0,074		0,112		0,035		0,133	
0,077		0,117		0,036		0,138	VI 4312 μ^2 r ± 246,4
0,091		0,117		0,036		0,140	
0,118	II 3584 μ^2 r ± 246,4	0,117		0,037		0,144	
0,121		0,127		0,037		0,150	
0,127		0,129		0,039		0,154	
0,146		0,130		0,040		0,162	
		0,136		0,040		0,163	
		0,149		0,040		0,167	
		0,150	V 5236 μ^2 r ± 560,0	0,040		0,168	
		0,156		0,041	II 1400 μ^2 r ± 112,0	0,190	VII 5824 μ^2 r ± 285,6
		0,176		0,041		0,201	
		0,176		0,043		0,206	
		0,189		0,044		0,216	
		0,214		0,045		0,227	
		0,222		0,045		0,249	VIII 7420 μ^2 r ± 296,8
				0,047		0,252	
				0,047		0,270	
				0,048		0,271	
				0,049		0,281	
				0,051			
				0,052			
				0,052			
				0,054			
				0,056			
				0,057			
				0,058			
				0,058			
				0,058			
				0,058			
				0,062	III 1848 μ^2 r ± 78,4		
				0,062			
				0,063			
				0,064			
				0,065			
				0,068			
				0,069			
				0,072			
				0,081	IV 2576 μ^2 r ± 173,6		
				0,085			
				0,090			
				0,094			
				0,101			
				0,101			
0,081 = 2268 μ^2 R ± 137,2 r ± 560,0		0,128 = 3584 μ^2 R ± 151.2 r ± 775,6		0,051 = 1428 μ^2 R ± 44,8 r ± 319,2		0,167 = 4676 μ^2 R ± 201,6 r ± 1120,0	
Differenz 1476 R ± 204,4 r ± 954,5.				Differenz 3248 R ± 207,2 r ± 1164,8.			

Pflanze 1, Feuchtkultur — Differenz I : IV 1428 r ± 333,9

Pflanze 3, Feuchtkultur — Differenzen:

I : V	2268	r ± 313,6
II : V	1820	r ± 316,4
III : V	1372	r ± 308,0
IV : V	644	r ± 344,4
II : VI	2912	r ± 271,6
III : VII	3976	r ± 296,8
IV : VIII	4844	r ± 344,4
IV : VI	1736	r ± 302,4

schnittlichen Schwankung (R)[1]) ergibt ± 44,8 bzw. 201,6, die Differenz 3248 μ^2 ± 207,2; der Unterschied ist also bei Berechnung der wahrscheinlichen Schwankung R völlig gesichert; die Differenz überschreitet die wahrscheinliche Schwankung um über das Fünfzehnfache. Wollen wir jedoch wissen, ob die Einzelzelle bei der Trockenpflanze kleiner ist als bei der Feuchtpflanze, worauf es uns hier ja wohl ankommt, da wir es ja nicht mit einer tatsächlichen Durchschnittsgröße zu tun haben, so müssen wir die Berechnung der Einzelschwankung (r) unserer Bewertung zugrunde legen, wodurch die wahrscheinliche Schwankung natürlich bedeutend höher ausfällt. r ergibt dann ± 319,2 (Trockenkultur) und 1120,0 (Feuchtkultur) und die Differenz 3248 μ^2 ± 1164,8; die Differenz erreicht somit nicht mehr ganz die dreifache wahrscheinliche Schwankung: sie hat wohl noch einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit, es könnten jedoch noch Bedenken geäußert werden. Es ist jedoch zu vermuten, daß der tatsächliche Größenunterschied in Wirklichkeit besteht und nur dadurch, bei Berechnung von r, nicht mit völliger Sicherheit erfaßt werden kann, weil die wahrscheinliche Schwankung infolge der großen Ausdehnung der Größenordnung beider Reihen und infolge des teilweisen Übereinandergreifens der beiden gegenüberzustellenden Reihen in ihrem einen Endglied, so hoch ausfallen muß, daß der tatsächliche Unterschied fraglich werden könnte.

Um diesem Übelstand abzuhelfen, ist es angebracht, die Einzelmessungen in Gruppen zusammenzufassen; in Tabelle XIV sind — wieder sollen die beiden letzten Spalten betrachtet werden — so je 4 Gruppen gebildet. Vergleicht man nun diese Größengruppen miteinander, so sieht man an den in der Tabelle XIV angegebenen Differenzen, daß bei den drei ersten Gruppen der Trockenkultur (I, II und III) gegenüber der ersten Gruppe der Feuchtkultur (V) tatsächlich die Differenzen bei Berechnung von r das Dreifache der wahrscheinlichen Schwankung überschreiten und somit als sicher anzunehmen sind. Nur die letzte Gruppe der Trockenkultur (IV) hat im Vergleich zu jener eine Differenz, die nur das Doppelte der wahrscheinlichen Schwankung beträgt und somit zweifelhaft ist. Nun konnten aber einmal diese beiden Gruppen, vor allem wenn noch mehr Beobachtungen vorlägen, noch weiter geteilt werden, und andererseits handelt es sich bei diesen beiden Gruppen nur um einen sehr kleinen Teil aller Zellen, nämlich derjenigen, in deren Größenklasse die beiden Reihen der Trocken- und Feuchtkultur übereinandergreifen. Ein kleiner Rest muß aber selbstverständlich unter den vorliegenden Verhältnissen immer übrig bleiben. Natürlich werden die Differenzen beim Vergleich von I—IV mit den höheren Gruppen der Feuchtkultur (VI—VIII) so groß, daß sie einwandfrei sind, wie aus den in Tabelle XIV angeführten Differenzen zum Überfluß noch deutlich zu ersehen ist.

---

[1]) Über diese Methoden vergl. man Pfeiffer (I, S. 218 ff.). Es wurde die abgekürzte Formel, unter Umgehung der Quadrierung, benutzt. Über die Zulässigkeit dieses abgekürzten Verfahrens vergl. man weiter unten.

Es ist oben vermutet worden, daß eine Erhöhung in der Zahl der Beobachtungen die bestehende Differenz ohne weiteres als sicher hervortreten ließe, und ich habe daher die Zahl der Messungen in der letzten Spalte der Tabelle XIV nachträglich von 30 auf 76 erhöht, wobei sich ein gegenüber dem früheren ziemlich unverändertes Mittel von 4693 μ^2 mit der wahrscheinlichen Schwankung r $\pm$ 1086,8 ergab. Die so etwas erniedrigte wahrscheinliche Schwankung hat dann zur Folge, daß die Differenz gegen die vorhergehende Spalte jetzt 3265,0 μ^2 r $\pm$ 1086,8 beträgt, also gerade eben die dreifache wahrscheinliche Schwankung erreicht und somit, auch ohne den oben eingeschlagenen Umweg, als sicher gelten kann.

Es sollten jedoch die obigen Ausführungen nur als Beispiel gelten für eine kleinere Zahl von Beobachtungen und für den Fall, daß die Unterschiede der zu vergleichenden Reihen nicht die Höhe der hier besprochenen erreichen, wie es z. B. bei den ersten beiden Spalten der Tabelle XIV der Fall ist; es ist klar, daß dort nur eine ganz außerordentlich große, praktisch meist nicht ausführbare Zahl von Messungen auf direktem Wege zum Ziele führen würde. Auch in Hinsicht auf gewisse Einwände gegen die Anwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung schien dieser Hinweis geboten. Es wird darüber im folgenden Abschnitt noch einiges nachzutragen sein.

Vorerst kann als sicher gelten: Die Blätter der Trockenkultur haben im Vergleich zu den entsprechenden der Feuchtkultur kleinere Epidermiszellen auf der Blattoberseite.

Nun soll noch kurz gezeigt werden, daß die Reduktion in der Größe der Epidermiszellen der Blattoberseite ein Vorgang ist, der in der normalen Pflanze normalerweise von unten nach oben fortschreitet, sich somit den übrigen früher geschilderten Veränderungen anschließt. Heuser gibt dies (S. 404) auch für die Spaltöffnungen und die Mesophyllzellen des Weizen an. Die mikroskopische Untersuchung zeigt ohne weiteres an den untersten Blättern sehr große, an den obersten Blättern sehr kleine Zellen mit den entsprechenden Übergängen bei den mittleren, wofür noch zwei wahllos herausgegriffene Messungen als Belege angeführt seien (Tabelle XV):

Tabelle XV.

Größe der Epidermiszellen der Blattoberseite.

Feuchtpflanze 1, Blatt 2		Feuchtpflanze 3, Blatt 8	
0,135 0,190 0,275 0,285 0,302 0,320 0,387 0,470 0,534	Im Mittel 9016,0 μ^2	0,022 0,023 0,024 0,026 0,038 0,053	Im Mittel 968,0 μ^2

Übersichtlich zusammengestellt ergab sich also

Feuchtpflanze	1,	Blatt 2	9 016 μ^2
,,	1,	,, 4	3 584 ,,
,,	3,	,, 4	4 676 ,,
,,	3,	,, 8	968 ,,

als durchschnittliche Größe, woraus mit genügender Deutlichkeit die Reduktion in der Größe der Epidermiszellen mit fortschreitender Insertionshöhe der Blätter hervorgeht.

Daß endlich der Unterschied in der Zellgröße sich offenbar nicht auf die Epidermiszellen der Blattoberseite beschränkt, sondern anscheinend allgemeine Gültigkeit hat, sei noch kurz durch folgende Beobachtungen wahrscheinlich gemacht: Daß die Blattstieltracheen bei den Trockenpflanzen ein engeres Lumen haben als bei den Feuchtpflanzen, wurde bereits erwähnt; auch in der Achse sind die Tracheen der Trockenpflanze durchweg englumiger als bei der Feuchtpflanze, wie am besten aus Abbildung 1—4, Tafel I hervorgeht; doch könnten hier, ebenso wie bei den ebenfalls kleineren Spaltöffnungen der Trockenpflanze besondere Verhältnisse vorliegen. Auch wurde oben gezeigt, daß die Pallisaden der Trockenpflanze kleiner sind als die der Feuchtpflanze. Ebenso verhalten sich ferner die Zellen des Markes in der Achse: Bei der Trockenpflanze betrug der Durchmesser der größten Zellen etwa 140 μ (Schnitt zwischen dem 2. und 3. Blatt von unten, in der Mitte des Internodiums), bei der Feuchtpflanze an gleicher Stelle etwa 200 μ; so bei den Pflanzen, welche die erste Blüte entfaltet hatten. Kurz vor der Samenreife sind die entsprechenden Zahlen etwa 160 μ bzw. 220 μ. Es ist das auch deutlich aus den Abbildungen der Tafel I zu erkennen, ebenso daß auch die Parenchymzellen der Rinde bei der Feuchtpflanze größer sind als bei der Trockenpflanze.

Es ist also zweifellos eine allgemeine Erscheinung beim Senf, daß die Trockenpflanzen kleinere Zellen haben als die Feuchtpflanzen, und zwar betrifft dies auch diejenigen Zellen, die nicht wie Spaltöffnungen und Leitungsbahnen direkt am Wasseraustausch beteiligt sind. Daß in der Tat der Wassermangel einen entscheidenden Einfluß in dieser Richtung ausübt, darauf deutet auch eine kurze Bemerkung von Moeller hin (S. 171), wonach bei Zwergen, die durch Nährstoffmangel in Wasserkulturen erzogen wurden, die Zellgröße die gleiche gewesen ist wie bei ausreichend ernährten Pflanzen.

Weitere Bemerkungen zur Anwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung auf mikroskopische Messungen.

Im Anschluß an vorliegende Zellmessungen möchte ich noch hinsichtlich der Anwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung einige theoretische Betrachtungen folgen lassen. Bekanntlich baut sich diese Methode auf dem Gauß'schen Fehlerverteilungsgesetz auf. Graphisch dargestellt ergeben die zu messenden Größen

(auf der Abszisse) mit der Zahl der Fälle auf der Ordinate eine, theoretisch sehr regelmäßige Kurve, die Zufallskurve, als deren charakteristisches Merkmal der gleichmäßige Abfall nach beiden Seiten hervortritt, so daß die Zahl der Fälle mit dem Vorzeichen — die gleiche ist wie die mit dem Vorzeichen +. Diese symmetrische Ausbildung ist nun bei Messungen wie den vorliegenden nie rein ausgebildet, indem teils die beiden Seiten asymmetrisch erscheinen, wie es aus den beiden, nach vorliegenden Messungen in Textfigur 6 dargestellten Kurven ersichtlich ist; teils auch zeigen sich die Kurven mehr oder weniger mehrgipfelig, allerdings meist mit deutlichem Hervortreten eines Hauptgipfels. Auch die Ursachen für diese Erscheinungen sind zweierlei Art.

Die scheinbar, wie wir sagen können, mehrgipfelige Kurve ist zweifellos ein Produkt der nicht genügenden Zahl von Beobachtungen. Vöchting hat in ausgedehnten Messungen über die Länge der Zellelemente des Holzes von *Salix*-Arten bei einer Steigerung in der Zahl der Fälle von 250, 500, 750 auf 1000 Zellen nachgewiesen, daß in der Tat mit der steigenden Zahl der Messungen die Mehrgipfeligkeit immer mehr zugunsten einer beherrschenden Eingipfeligkeit zurücktritt, wie besonders deutlich aus Figur 14, Seite 67 zu ersehen ist. So ergibt sich also eine immer bessere Anpassung an die ideale Zufallskurve.

Die andere Unregelmäßigkeit dagegen ist offenbar in gewissen, von organischen Vorgängen, mit denen wir uns hier ja nur beschäftigen, bestimmten Fällen tatsächlich vorhanden in einer mehr oder weniger stark ausgeprägten Asymmetrie der beiden Schenkel, indem der eine dann steiler ansteigt bzw. abfällt als der andere. Vöchting geht auch auf diese Frage ein: es zeigte sich dort, ebenfalls bei den Zellen des Holzes von *Salix*-Arten, daß diese Asymmetrie bedingt ist durch das vermehrte Auftreten kürzerer (im Alter) oder längerer (im Zustande der Streckung) Zellelemente, wobei also in ersterem Falle der linke, in letzterem der rechte Schenkel der Kurve gegen den anderen verlängert wird. Auch hier würde jedoch offenbar (S. 72) die Kurve symmetrisch werden, wenn man die sämtlichen Zellängen dieser fließenden Reihe vom Entwicklungs- bis zum endgültigen Ausbildungsstadium erfassen könnte.

Diese nicht genügende Berücksichtigung der besonderen biologischen Verhältnisse hat öfters dazu geführt (wie kürzlich in einer Arbeit von Czuber), in gewissen Fällen keinen Anschluß der gefundenen Ergebnisse an das Gaußsche Fehlerverteilungsgesetz zu erblicken. Diese Auffassung dürfte durch Vöchtings Beobachtungen widerlegt sein. Und wenn wir auch nur mit einem asymmetrisch ausgebildeten Entwicklungsstadium zu tun haben, so liegt doch wohl kein Grund vor, die Gaußschen Formeln nicht anzuwenden. Es soll sich ja doch nur um Annäherungswerte handeln, bzw. nur um eine leicht handliche Methode; einer bis ins einzelne gehenden mathematischen Erfassung können solche biologische Vorgänge selbstverständlich

niemals unterliegen; daß es aber im wesentlichen bei Messungen wie den vorliegenden der Fall ist, das zeigen Vöchtings Messungen zur Genüge.

Der bei meinen Messungen vorliegende Fall ist vermutlich derselbe. Man kann aus den beiden Kurven (ausgezogene Linie)

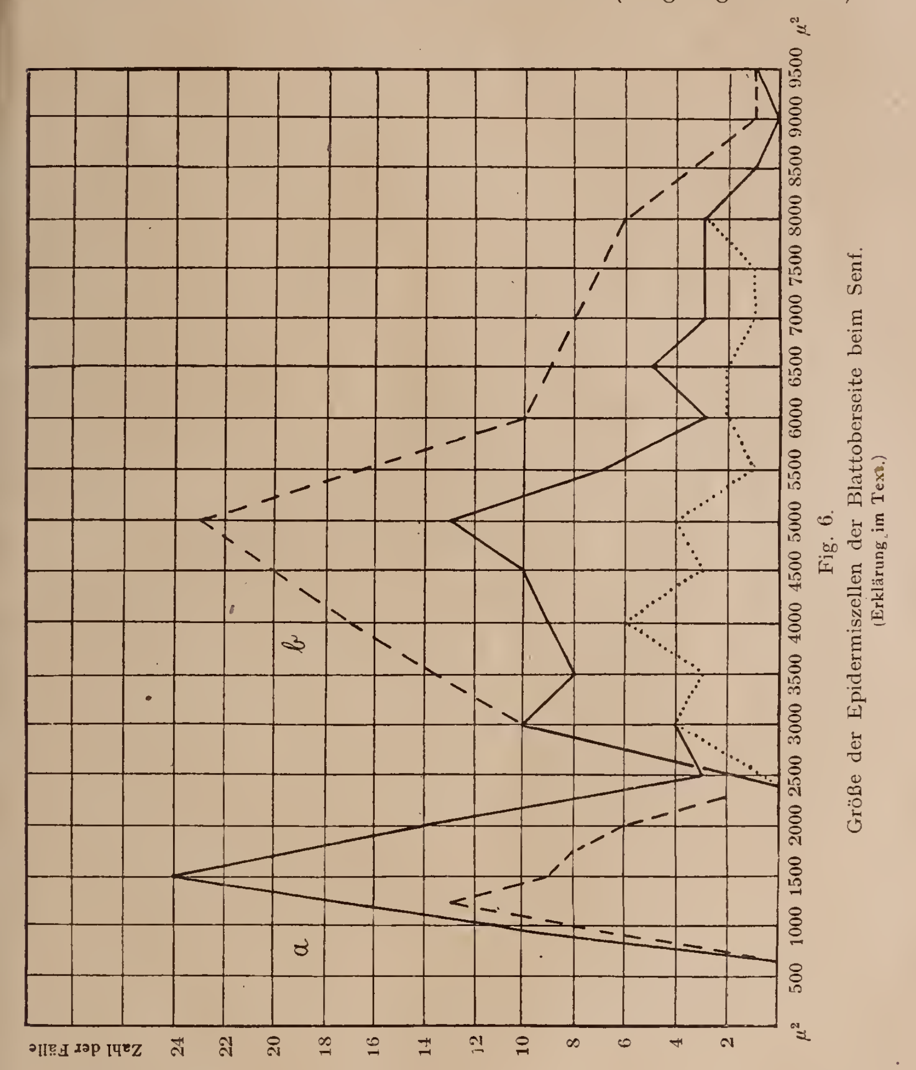


Fig. 6.
Größe der Epidermiszellen der Blattoberseite beim Senf.
(Erklärung im Text.)

der Textfigur 6, welche die Messungen der 3. (a) und 4. (b) Spalte in Tabelle XIV (letztere in der auf 76 Messungen erhöhten Zahl) darstellen, ersehen, daß eine dem rechten Schenkel, dessen langsamer Abstieg durch das vereinzelte Auftreten sehr großer Zellen bedingt ist, entsprechende Ausbildung des linken hier, wenigstens bei a, unmöglich wäre, da der Ausgangspunkt des linken Schenkels dann einen 0-Wert ergeben müßte, was tatsächlich natürlich un-

möglich ist, da die Zellen nicht unendlich klein werden können. Es muß eben beachtet werden, daß wir hier einen bestimmten Entwicklungsmoment fixiert haben; und es ist nicht ausgeschlossen, vielmehr im Anschluß an Vöchtings Beobachtungen wahrscheinlich, daß sich auch hier, wenn man die Zellen dieser ganzen Entwicklungsreihe fassen könnte, eine symmetrische Kurve ergeben würde, wobei sich natürlich der Gipfel der Kurve nach rechts verschieben müßte. Dies praktisch nachzuweisen, dürfte jedoch in vorliegendem Falle unmöglich sein, da physiologisch gleiche Blätter von physiologisch gleichen Pflanzen in den verschiedensten Entwicklungsstadien verglichen werden müßten, ein Fall, der praktisch nie zu erreichen ist, wie man aus der ungleichen Ausbildung der unter denselben Bedingungen auf demselben Gefäß erwachsenen Pflanzen bei vorliegendeh Versuchen ohne weiteres ersehen kann. Diese Schwierigkeit darf nicht übersehen werden.

Schließlich sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß bei den vorliegenden Messungen zum Konstruieren der Kurven die Zellgröße zu bestimmten Gruppen (500 μ^2, ausgezogene Linie) zusammengefaßt wurde ähnlich Vöchtings Reduktionen (S. 69 ff). Es ergibt sich dadurch bei Kurve a eine befriedigende, bei Kurve b, trotz der erhöhten Zahl der Messungen, eine wenig befriedigende Anpassung an die Zufallskurve. Bei a kann sogar die Gruppenbildung noch weiter herabgesetzt werden (250 μ^2, gestrichelte Kurve), während bei b erst ein Zusammenfassen bis zu 1000 μ^2 (gestrichelte Linie) befriedigenden Anschluß gibt. Es liegt das an der größeren Variationsbreite der hier größeren Zellen, wie ja auch aus den in Tabelle XIV mitgeteilten wahrscheinlichen Schwankungen ersichtlich ist. Daß sich mit noch weiter steigender Zahl der Beobachtungen ein noch besseres Bild ergeben würde, was auch schon aus der punktierten Linie bei b, welche die geringere Zahl der Beobachtungen (30 der Tabelle XIV bei Zusammenfassung von 500) darstellt, ersichtlich ist, ist nach dem hier Ausgeführten selbstverständlich.

Nachdem sich so einwandfrei die Berechtigung zur Anwendung der Gesetze der Wahrscheinlichkeitslehre auch auf die Beobachtung organischer Formengrößen ergeben hat, mögen noch einige Worte über die anzuwendenden Formeln beigefügt werden, da die große Zahl der von Vöchting mitgeteilten Messungen hierfür ausgezeichnete Beispiele ergeben. Die von Vöchting Seite 64 benutzte Formel

$$\sqrt{\frac{\text{Summe der Quadrate aller Abweichungen}}{\text{Zahl der Beobachtungen}}}$$

entspricht der „Wahrscheinlichen Schwankung" und der Formel $m = \sqrt{\frac{(\varepsilon)^2}{n}}$ (Pfeiffer, S. 231). Diese Formel gilt jedoch nur für tatsächlich bekannte Größen. Für unbekannte Größen,

was bei Messungen wie den vorliegenden natürlich stets der Fall ist, muß die Formel $m = \sqrt{\frac{[v^2]}{n-1}}$ (Pfeiffer, S. 234) Anwendung finden. Dies macht jedoch bei der großen Zahl der Beobachtungen, wie sie Vöchting hat, nichts aus; wie man beim Vergleich der in Tabelle XVI in der ersten und zweiten Reihe gegenübergestellten Formeln sieht, nämlich 5,60 und 5,61, 7,08 und 7,09, 15,55 und 15,56. Bei wenigen Beobachtungen muß selbstverständlich die zweite Formel angewendet werden, da die Unterschiede dann erheblicher werden.

Weiter sei noch an der Hand dieser Reihe gezeigt, daß auch das abgekürzte Verfahren, unter Umgehung der Quadrierung, völlig ausreichend ist; man erhält (Tabelle XVI):

Tabelle XVI.

Angewandte Formel	Vöchting S. 56	Vöchting S. 59	Vöchting S. 64
$m = \sqrt{\frac{(\varepsilon)^2}{n}}$	$= \sqrt{\frac{15\,726}{500}} = 5{,}60$	$= \sqrt{\frac{25\,109}{500}} = 7{,}08$	$= \sqrt{\frac{120\,948}{500}} = 15{,}55$
$m = \sqrt{\frac{[v^2]}{n-1}}$	$= \sqrt{\frac{15\,726}{499}} = 5{,}61$	$= \sqrt{\frac{25\,109}{499}} = 7{,}09$	$= \sqrt{\frac{120\,948}{499}} = 15{,}56$
$m = \frac{[v]}{\sqrt{n\,(n-1)}} \times 1{,}25$	$= \frac{2\,160}{\sqrt{500\,(499)}} \times 1{,}25 = 5{,}40$	$= \frac{2\,849}{\sqrt{500\,(499)}} \times 1{,}25 = 7{,}13$	$= \frac{6\,549}{\sqrt{500\,(499)}} \times 1{,}25 = 16{,}39$

Die Differenzen sind also so geringfügig, daß sie praktisch nicht in Betracht kommen, gegenüber dem, bei Vorlage großer Zahlenreihen, ersparten Aufwand an Zeit und Mühe, die auf die Quadrierung der Differenzen verwendet werden müßten.

Auffallend und im ersten Augenblick überraschend erscheint die gute Übereinstimmung des abgekürzten mit dem Quadrierungsverfahren im zweiten Falle, die weniger gute im ersten und die noch schlechtere im letzten Falle. Ein Blick in die von Vöchting in Kurven dargestellten Ergebnisse (Figur 1, 2 und 8) zeigt jedoch ohne weiteres, besonders bei Figur 8, daß dies lediglich von der besseren oder schlechteren Anpassung der gefundenen Werte an die ideale Zufallskurve bedingt sein muß. Man kann sich das leicht an einem konstruierten Beispiel klarmachen, das so beschaffen sein mußte, daß bei gleicher Zahl der Fälle, fast gleichem Mittel und gleicher Summe aller Abweichungen in beiden Reihen die Verteilung der beobachteten Fälle bei der einen Reihe symmetrisch, bei der anderen asymmetrisch war. Ein solches Beispiel ist in Tabelle XVII konstruiert; a bietet die gleichmäßige, b die asymmetrische Verteilung der Fälle. Hieraus berechnet sich nun:

für a

$$m = \frac{[v]}{\sqrt{n\,(n-1)}} \times 1{,}25 = \frac{20{,}00}{\sqrt{13\,(12)}} \times 1{,}25 = \underline{2{,}00}$$

$$m = \sqrt{\frac{[v^2]}{n-1}} = \sqrt{\frac{56}{12}} = \underline{2{,}16}$$

für b

$$m = \frac{[v]}{\sqrt{n\,(n-1)}} \times 1{,}25 = \frac{20{,}00}{\sqrt{13\,(12)}} \times 1{,}25 = \underline{2{,}00}$$

$$m = \sqrt{\frac{[v^2]}{n-1}} = \sqrt{\frac{74{,}62}{12}} = \underline{2{,}49}$$

Tabelle XVII.

a						b					
Zahl der Fälle	Gefundene Größe	Abweichung vom Mittel	Abweichung × Zahl der Fälle	Quadrat der Abweichung	Quadrat der Abweichung × Zahl der Fälle	Zahl der Fälle	Gefundene Größe	Abweichung vom Mittel	Abweichung × Zahl der Fälle	Quadrat der Abweichung	Quadrat der Abweichung × Zahl der Fälle
1	19 0	4	4,0	16,0	16,0	2	19,15	3,85	7,70	14,62	29,24
3	17,0	2	6,0	4,0	12,0	2	17,0	1,70	3,40	2.89	5,78
5	15,0	0	0	0	0	7	15,0	0	0	0	0
3	13,0	2	6,0	4,0	12,0	—	—	—	—	—	—
1	11,0	4	4,0	16,0	16,0	2	10,85	4,45	8,90	19,80	39,60
13	Mittel 15,0		Summe 20,0		Summe 56,0	13	Mittel 15,3		Summe 20,0		Summe 74,62

m muß natürlich in beiden Fällen bei Verwendung der abgekürzten Formel gleich bleiben; bei der Quadrierung ergibt sich jedoch ein in der schlechteren Anpassung an das Fehlerverteilungsgesetz bei b begründeter, gewisser Unterschied. Groß ist er aber nicht, und das abgekürzte Verfahren hat für unsere Zwecke ausreichende Genauigkeit; die Verwendung der dreifachen wahrscheinlichen Schwankung ist ja auch so reichlich bemessen, daß ein geringfügiger Unterschied nicht viel ins Gewicht fällt. Man soll eben, um mit Mitscherlich (S. 136) zu sprechen „nie genauer arbeiten wollen als es möglich ist". Dasselbe gilt auch für die Berechnung des durchschnittlichen Fehlers und von R bzw. r, die ja aus m bzw. M berechnet werden.

Allgemeine Darstellung der Ergebnisse.

Ursache der Verzwergung.

Bei einer zusammenfassenden Betrachtung der im vorstehenden im einzelnen geschilderten Ergebnisse ist für uns zunächst die Frage von Wichtigkeit, auf welche primäre Ursache der Zwergwuchs der Trockenpflanzen in vorliegenden Kulturen zurückzuführen ist. Krauß und Lippold führen z. B. den Nanismus der Würzburger Wellenkalkpflanzen auf extreme Bodentrockenheit zurück; Holtermann beschreibt eine Zwergvegetation von trockenstem wüstenartigen Boden Ceylons (S. 658); es erscheint überflüssig, weitere Beispiele anzuführen. Das ist ja, neben anderen ungünstigen Ernährungsverhältnissen, eine allgemein als Tatsache angenommene Erscheinung. Von der Wasserversorgung abgesehen, könnte man sich jedoch noch vorstellen,

daß, wenigstens teilweise, auch schlechte Ernährungsverhältnisse der Trockenpflanzen von Einfluß seien; es könnte ja anzunehmen sein, daß die vermehrte Wassermenge, die den Feuchtpflanzen zur Verfügung steht, auch imstande sei, eine bedeutend größere Menge der Pflanzennährstoffe zu lösen; und die Steigerung der Pflanzenproduktion bei steigender Wassergabe könnte also auch in dieser Richtung zu suchen sein. Es haben z. B. Pethybridge und Gerneck das Auftreten xerophiler Strukturen in nährsalzarmen Wasserkulturen beobachtet. Doch scheint dieses Moment, wenigstens bei den vorliegenden Versuchen, nicht ausschlaggebend zu sein: Die Trockenpflanzen haben einen relativ höheren Stickstoffgehalt, was sich schon rein äußerlich in der satten dunkelgrünen Farbe im Vergleich zu den gelblichgrün aussehenden Feuchtpflanzen zu erkennen gibt, eine Tatsache, die auch bereits Hellriegel (z. B. S. 687) hervorhebt. Beträchtlich höheren Stickstoffgehalt bei Trockenpflanzen stellten u. a. auch Wilms und Seelhorst, Langer und Tollens, Pfeiffer II und III, Mayer usw. fest. Eine Stickstoffbestimmung bei Reihe II der vorliegenden Senfkulturen ergab denn auch in Übereinstimmung damit:

		N-Gehalt in % der Trockensubstanz
Bei der Blüte	Trockenpflanze	4,56 ; 4,56 im Mittel **4,56**
	Feuchtpflanze	3,46 ; 3,59 „ „ **3,53**
Bei der Reife	Trockenpflanze	2,00 ; 2,10 „ „ 2,05
	Feuchtpflanze	1,52 ; 1,52 „ „ **1,52**

Der Stickstoffgehalt der Trockenpflanzen ist also ganz erheblich höher wie der der Feuchtpflanzen.

Ähnlich verhält es sich mit den mineralischen Nährstoffen. Einige Bestimmungen der Gesamtasche ergaben hier:

Gesamtasche in % der Trockensubstanz						
Reihe I Bei der Bodenfeuchtigkeit		Reihe II Bei der Blüte		Reihe II Bei der Reife		
	25 %	55 %	trocken	feucht	trocken	feucht
						12,45
	18,74	17,02	19,88	17,01	12,70	11,67
	19,24	17,44	20,14	17,49	12,90	12,28
Mittel	19,00	17,21	20,01	17,24	12,80	12,14

Die Trockenpflanzen enthalten also relativ etwas mehr Mineralstoffe als die Feuchtpflanzen; sie können somit nicht als unterernährt angesehen werden. Darauf deutet auch die Gewichtszunahme der Pflanzen bei der Samenreife gegenüber der Zeit zur ersten Blüte: Diese beträgt im Mittel bei den Trockenpflanzen das 3,24-fache, bei den Feuchtpflanzen nur das 2,95-fache (bei den Trockenpflanzen höchste Differenz der Parallelgefäße 4,17, nied-

rigste 2,75; bei den Feuchtpflanzen höchste 3,39, niedrigste 2,53). Die Unterschiede sind zwar nicht sehr groß, liegen jedoch alle in der gekennzeichneten Richtung. Ein gleiches gilt von der Zunahme der Rohfaser. Da zuletzt auch der Aschengehalt nicht mehr so große Unterschiede zeigt wie bei den jüngeren Pflanzen, wie aus obiger Zusammenstellung zu ersehen ist, so ist also zu vermuten, daß in der Tat die relativ größere Substanzzunahme der Trockenpflanzen unter dem Einfluß der reichlicher zur Verfügung stehenden Nährstoffe erfolgte. Beim Stickstoff tritt dies weniger scharf, wenn auch in gleicher Richtung, in Erscheinung; der Grund liegt natürlich in dem außerordentlichen Stickstoffreichtum des verwendeten Bodenmaterials (Komposterde).

Es läßt sich also mit einiger Berechtigung sagen, daß die Trockenpflanzen in Hinsicht auf die ihnen zur Verfügung stehenden Nährstoffe zu einer kräftigeren Entwicklung befähigt wären, wenn nicht das Fehlen des dazu notwendigen Wassers dies verhinderte. Wir haben hier also das Gesetz vom Minimum in reiner Form mit dem Faktor Wasser im Minimum.

Noch eine kurze Betrachtung wollen wir anknüpfen; es könnte nämlich bei vorliegenden Versuchen bei den Trockenpflanzen sogar an das Gegenteil gedacht werden, daß es nämlich überernährte Pflanzen wären, zumal solche (ich verweise auf Warmbold) ganz ähnliche Erscheinungen im Vergleich zu normal ernährten zeigen wie unsere Trockenpflanzen zu den Feuchtpflanzen: kleinere Pallisaden, kleinere Epidermiszellen, oft mehr Spaltöffnungen, schwächer ausgebildete mechanische Elemente, geringere Verholzung in der Achse usw. Aber man muß berücksichtigen, daß bei Warmbolds Versuchen die Nährstoffzufuhr außerordentlich hoch bemessen war, so daß die Pflanzen direkt äußerlich sichtbar geschädigt waren. So weit geht die Nährstoffanhäufung beim Senf hier natürlich nicht; doch sind gemeinsame Gesichtspunkte nicht zu verkennen. Solche ergeben sich auch insofern, als wir annehmen können, daß bei den überernährten Pflanzen das Substrat „physiologisch trockener" sein muß als bei den normalen. Vielleicht ist dieser Gesichtspunkt der den Bau der überernährten Pflanzen beherrschende; es gewinnt das an Wahrscheinlichkeit, wenn man die bekannte Erscheinung der besonderen Xeromorphie der Halophyten beachtet.

Natürlich gelten die an dieser Stelle gemachten Ausführungen über den höheren Nährstoffgehalt der Trockenpflanzen vorerst nur für den jeweiligen Fall, im besonderen hier für die an leicht löslichen Nährstoffen reiche Komposterde; ein gleiches ist nach einer Angabe von Hellriegel (S. 688) bei der Gerste in Sand mit leicht löslichen Nährsalzen der Fall. Daß sich jedoch andere Böden, vor allem solche mit schwer löslichen Nährstoffen anders verhalten werden, ist als sicher anzunehmen. Man kann dies aus Angaben von Wilms und Seelhorst ersehen, wobei in Lehmboden der N-Gehalt der Trockenpflanzen höher, der Aschengehalt, im besonderen auch K^2O und P^2O^5 etwas niedriger waren als in den Feuchtpflanzen; ein gleiches ergibt sich bei

Pfeiffer, II, Seite 290 ff., ferner bei Haselhoff. Langer und Tollens stellten wiederum etwa gleich bleibenden P^2O^5, wenig höheren K^2O-Gehalt in den Trockenpflanzen fest. Jedenfalls sind also die Verhältnisse nach der Bodenart sehr verschieden.

Auch bei den weiter unten zu besprechenden Tropaeolum-Versuchen ergab sich ein etwas niedrigerer Aschengehalt bei den Trockenpflanzen; der Boden war Rosentaler Lehmboden:

Aschengehalt von Tropaeolum in Prozent der Trockensubstanz.

Bei Bodenfeuchtigkeit 30 %	14,05; 14,21	Mittel	14,13
„ „ 55 %	15,14; 15,37	„	15,26

Die Abnahme der Rohfaser in der Trockenpflanze.

Trotz der Zunahme der wasserleitenden Elemente in der Trockenpflanze im Vergleich zur Feuchtpflanze konnte eine deutliche Abnahme der Rohfaser in der ersteren bemerkt werden, d. h. der Zellwandsubstanz, die so annähernd im ganzen erfaßt werden kann. Es kommen hierfür sehr verschiedenartige Erklärungsmöglichkeiten in Betracht, die aber jedenfalls alle an der beobachteten Erscheinung beteiligt sind. Sie sollen hier aber, teilweise wenigstens, nicht ausführlich behandelt, sondern nur prinzipiell festgelegt werden; nur auf einen Punkt, die Reduktion der mechanischen Elemente, sei näher eingegangen.

1. Die Trockenpflanze ist, wie eben gezeigt wurde, relativ reicher an Asche, stickstoffhaltigen Substanzen und sehr wahrscheinlich auch an Assimilaten (wie weiter unten noch im Anschluß an die vorliegende Literatur gezeigt werden wird): Es müssen daher die Zellwände, wenn keine Vermehrung eintritt, einen geringeren relativen Bestandteil der Gesamttrockensubstanz bilden.

2. Wäre die Zellgröße bei Trocken- und Feuchtpflanzen die gleiche, so müßte hieraus ein relativ geringerer Anteil der Zellwandelemente an der Gesamttrockensubstanz resultieren (bei gleicher Zellwanddicke). Wir haben zwar festgestellt, daß die Zellen der Trockenpflanzen auch absolut kleiner sind als die der Feuchtpflanzen; doch geht diese Reduktion nicht in dem gleichen Maße vor sich wie die Reduktion der oberirdischen Trockensubstanz und der Höhe der Pflanzen, wie bekannt ist (siehe z. B. Küster, S. 210). Das läßt sich auch für unseren Fall zeigen: In Reihe II verhält sich bei der ersten, zur Zeit der ersten Blüte geernteten Serie, in welchem Zustand auch die Pflanzen mikroskopiert wurden,

$$\frac{\text{Höhe trocken}}{\text{Höhe feucht}} = \frac{28,8}{48,0} = 1 : 1,67,$$

ferner

$$\frac{\text{Oberirdische Trockensubstanz trocken}}{\text{Oberirdische Trockensubstanz feucht}} = \frac{4,2}{6,9} = 1 : 1,6.$$

Dies sei nur mitgeteilt, um zu zeigen, daß man die Höhe der untersuchten Pflanze direkt mit der Trockensubstanzproduktion vergleichen kann; die Übereinstimmung könnte nicht besser sein. Die in Tabelle XIV mitgeteilten Zellgrößen verhalten sich nun im Vergleich zur Höhe der Pflanzen:

Pflanze 1 $\frac{\text{Höhe trocken}}{\text{Höhe feucht}} = \frac{15}{45} = 1:3$ $\frac{\text{Zellgröße trocken}}{\text{Zellgröße feucht}} = \frac{2268}{3584} = 1:1{,}6$

Pflanze 3 $\frac{\text{Höhe trocken}}{\text{Höhe feucht}} = \frac{12}{50} = 1:4{,}2$ $\frac{\text{Zellgröße trocken}}{\text{Zellgröße feucht}} = \frac{1428}{4676} = 1:3{,}3$

Bei sonst gleichbleibenden Verhältnissen würde also auch die nicht entsprechend reduzierte Zellgröße der Trockenpflanze ein relatives Sinken der Rohfaser verursachen müssen.

3. Die Trockenpflanzen bleiben anscheinend, wenigstens in einem Teil ihrer Gewebe, auf einem früheren Entwicklungszustand stehen (siehe weiter unten), so könnte es der Fall sein, daß ihre Zellwände relativ reicher an Hemicellulosen und Pektinen seien und deshalb von der Schwefelsäure und Kalilauge bei der Rohfaserbestimmung stärker angegriffen würden.

4. Die Zellwände der Trockenpflanze können an sich schwächer entwickelt sein; dieser Punkt fällt teilweise mit 6. zusammen.

5. Es ist in vielen Fällen festgestellt worden, daß sich bei Trockenpflanzen das Verhältnis Korn/Stroh, beim Getreide, aber auch bei anderen Pflanzen, erhöht (Mayer, Pfeiffer II und III, K. Meyer, Haselhoff u. a.) gegenüber den Feuchtpflanzen. Ad. Mayer macht schon (S. 171/172) darauf aufmerksam, daß hierdurch eine Erhöhung der Gesamtrohfaser bei der Feuchtpflanze infolge des Überwiegens des rohfaserreichen Strohs über die rohfaserarmen Körner erfolgen muß. Er hat auch eine sehr bedeutende Erhöhung der Rohfaser bei den Feuchtpflanzen gefunden. Leider aber sind diese Untersuchungen niemals am gleichen Material ausgeführt, so daß sich hier kein genügend klares Bild gewinnen läßt darüber, wie weit dieser Umstand den prozentigen Rohfasergehalt beeinflußt. Mayer gibt für Hafer und Gerste folgende Zahlen an (S. 173/74):[1])

Bodenwasser in % der Wasserkapazität	Rohfasergehalt in % der Trockensubstanz	
	Hafer	Gerste
10	21,9	22,4
30	27,1	27,7
50	31,3	30,0
70	35,5	32,1
90	37,9	33,9

also ganz erhebliche Unterschiede. Über Hafer finden sich zahlreiche Angaben des Verhältnisses Korn/Gesamternte bei ver-

[1]) Mayer gibt lufttrockene Substanz an; die Zahlen sind auf absolute Trockensubstanz umgerechnet unter Annahme von 14% Feuchtigkeit.

schiedenem Wassergehalt des Bodens, die aber zum Teil sehr widersprechend lauten. Mayer gibt Seite 171 ein Beispiel, in dem das Verhältnis wenig geändert ist. Hellriegel hat sogar Seite 585 einmal das Gegenteil gefunden (erhöhter Kornanteil bei vermehrter Feuchtigkeit). Ich greife ein ziemlich extremes Beispiel von Pfeiffer II (S. 287) heraus, um die vorliegende Frage daran zu erläutern. Es ergab sich dort:

Wassergehalt des Bodens in % der Wasserkapazität (S. 243)	Ernte = 100, darin		Rohfasergehalt daraus berechnet		
	Körner	Stroh	Körner	Stroh	Gesamt
27,6	43	57	4.3	22,8	27,1
45,4	41	59	4,1	23,6	27,7
63.3	40	60	4,0	24,0	28,0
81,1	36	64	3,6	25,6	29,2

In den drei letzten Spalten ist danach der Rohfasergehalt der Ernte in Prozent der Trockensubstanz berechnet, wobei für Stroh 40 %, für Körner 10 % Rohfasergehalt angenommen wurden. Man sieht, die Unterschiede sind natürlich da, aber nicht sehr erheblich, jedenfalls nicht in dem von Mayer festgestellten Maße. Da aber das Verhältnis Korn/Stroh außerordentlich wechselnd ist, nach der Menge der verschiedenen zur Verfügung stehenden Nährstoffe (vgl. z. B. Preul, S. 240, Meyer, S. 360, Wilms und Seelhorst, S. 416 u. a.), so lassen sich aus dieser, von verschiedenem Material gewonnenen Gegenüberstellung natürlich in dieser Richtung keine weitergehenden Schlüsse ziehen. Ich denke aber, soviel geht daraus hervor, daß das verschobene Verhältnis Korn/Stroh doch nicht alle Unterschiede des prozentigen Rohfasergehaltes erklärt. Beachtenswert ist in diesem Zusammenhang, daß sich die Erhöhung der Rohfaser in meinen Senfversuchen ja auch bei den Pflanzen, die zur Zeit der ersten Blüte geerntet wurden, zeigt, zu einer Zeit also, wo der noch ganz unentwickelte Blütenstand keinen Einfluß in dieser Richtung ausüben kann. Daß in diesem Fall auch die Blätter keine erhebliche Verschiebung durch verschiedenen prozentigen Anteil an der Gesamttrockensubstanz hervorrufen, ergibt sich aus den Zahlen in Tabelle VII. Bezieht man dort die Oberfläche der Blätter auf die Höhe der Pflanzen (als Maßstab der Ernte, was zulässig ist, wie eben unter 2. gezeigt wurde), so ergibt sich 15 : 80,1 = 1 : 5,34 bei der Trockenpflanze, 45 : 271,3 = 1 : 6,03 bei der Feuchtpflanze, also ein Verhältnis, das eher im umgekehrten Sinne wirksam sein müßte, da die Trockenpflanzen eher relativ mehr der rohfaserarmen Blattmasse besitzen.

Ad. Mayer hat die oben erwähnte Frage weiterhin noch experimentell (S. 174/175) geprüft, indem bei einem Teil der Pflanzen die Blüten, sobald sie sich zeigten, entfernt wurden. Das hat in der Tat zu einem Ausgleich in dem prozentigen Gehalt an Rohfaser geführt, wenn auch jetzt noch die Trockenpflanzen ein

wenig geringeren Gehalt zeigten (33,1 % gegen 34,7 bei Gerste, 32,9 gegen 33,3 beim Hafer). Aber durch diese Operation sind offenbar ganz anormale Verhältnisse geschaffen worden; die gehemmte Ableitung der Assimilate kann bei der Trockenpflanze, der sowieso relativ an Assimilaten reicheren Pflanze, natürlich in relativ stärkerem Maße durch Neubildung von Zellwandsubstanz zwecks Festlegung derselben reagieren wie die Feuchtpflanze. Jedoch soll dies nur als Möglichkeit angedeutet werden.

6. Als wichtigstes Moment dürfen wir die Reduktion der mechanischen Elemente bei den Trockenpflanzen im Vergleich zu den Feuchtpflanzen in Hinsicht auf die Erniedrigung des Rohfasergehaltes bei letzteren betrachten; darauf soll etwas näher eingegangen werden, da meine Beobachtungen hier in Gegensatz zu sehr vielen anderen zu stehen scheinen.

Die Reduktion der mechanischen Elemente bei der Trockenpflanze.

Die Reduktion der mechanischen Elemente in der Trockenpflanze tritt bei der mikroskopischen Untersuchung folgendermaßen in Erscheinung (hierzu die Abbildungen 1—4 auf Tafel III, die bei gleicher Vergrößerung photographiert wurden): Zur Zeit der ersten Blüte zeigten die Feuchtpflanzen kräftig ausgebildete Collenchymstränge in den subepidermalen den Stengel durchziehenden Rippen; bei den Trockenpflanzen ist dieses Gewebe nur äußerst schwach entwickelt. Die in Figur 1 und 2 Tafel III abgebildeten Rippen geben ungefähr das richtige Verhältnis wieder; bei der Trockenpflanze handelt es sich um die stärkste Rippe. Es findet sich ferner bei den Feuchtpflanzen eine, wenn auch mäßig starke, Sklerenchymrinne von ziemlich dickwandigen, verholzten Elementen auf der Außenseite der einzelnen Siebteile (in den Abbildungen schwer erkennbar); die die einzelnen Leitbündel trennenden Zellelemente sind stark verholzt, ebenso die markwärts anstoßenden Zellen. Den Trockenpflanzen in demselben Vegetationsstadium und auf derselben Schnitthöhe fehlen verholzte Elemente (mit Ausnahme der Tracheen) vollständig. Ähnliches läßt sich im Blattstiel beim Vergleich der oben in Tabelle VII in der Anzahl der Blattstieltracheen gegenübergestellten Blättern beobachten: Schwache Ausbildung des oberseitigen subepidermalen Collenchyms, das nach oben zu bald reduziert wird, bei der Trockenpflanze, stärkeres Collenchym beim Feuchtblatt, was besonders oben deutlich hervortritt, wo das Collenchym des Trockenblattes schon bedeutend mehr reduziert ist. Die Feuchtpflanze ist also in Hinsicht auf gewisse, teilweise mit Bestimmtheit mechanische Funktion verrichtende Gewebselemente bedeutend weiter differenziert als die Trockenpflanze. Zur Zeit der Samenreife sind diese Verhältnisse nicht mehr ganz so deutlich erkennbar, insofern, als sich jetzt auch bei der Trockenpflanze verholzte, mechanische Gewebselemente eingestellt haben, die aber bedeutend schwächer ausgebildet sind als bei der Feuchtpflanze.

Besser als durch Worte werden diese Verhältnisse durch die Abbildungen 1—4 auf Tafel III erläutert. Die verholzten Elemente sind durch Phlorogluzin-Salzsäure gefärbt und treten dunkel hervor. Die Schnitte sind alle in der Mitte des Internodiums zwischen dem 2. und 3. Blatt geführt.

Um diese Erscheinung der erhöhten mechanischen Inanspruchnahme noch näher zu erläutern, sei hier noch eine kleine Tabelle (XVIII) eingefügt, die dies vom Efeu zeigt. Mit dem Sklerenchym ist die der Außenseite des Siebteils aufgelagerte Sklerenchymrinne gemeint. Die Blätter (zum Teil dieselben wie in Tabelle X) sind von oben nach unten mit abnehmender Länge des Blattstiels angeordnet, der im allgemeinen auch eine abnehmende Oberflächengröße der Blattspreite parallel geht. Man sieht, wie das Sklerenchym schwächer ausgebildet ist bzw. schließlich fehlt mit abnehmender Belastung, die sich als das Produkt der Spreitenausdehnung und der Länge des Blattstiels darstellt. Ein Vergleich mit Tabelle X zeigt, daß diese Ausbildung des Sklerenchyms in gleichem Sinne vor sich geht wie bei den Senfkulturen, d. h. bei den massig entwickelten Feuchtblättern vorhanden ist, bei den kleinen Trockenblättern fehlt, während sich die Dichte der Blattnervatur und die Anzahl der Leitungsbahnen im Blattstiel in umgekehrtem Sinne verhält.

Tabelle XVIII.

Hedera Helix L.

Nr. des Blattes in Tabelle X	Länge des Blattstiels in cm	Blattfläche in cm²	Sklerenchym über dem Siebteil
10	21	42	+ +
	20	107	+ +
11	19,5	117	+ +
	17	65,6	+ +
9	15	32,5	+ +
	13	51,4	+
8	13	26,8	+ +
	9,5	12,7	+
6	7,5	25,6	+
	7	14	— —
5	6	27	— —
7	6	23,2	— —
4	5	13,9	— —
3	3,5	10,4	— —

\+ + Sklerenchym stark
\+ „ schwach
— — „ fehlt.

Was die in der Literatur sich findenden Angaben über ähnliche Beobachtungen betrifft, so scheint mir die Behebung einiger Unklarheiten notwendig. Fr. Haberlandt hat (S. 420) eine stärkere Ausbildung der Hanffaser bei reichlicherer Wasserzufuhr beobachtet. Das wurde jedoch leider nur mittels der Belastungsprobe bestimmt. Meine Beobachtungen stimmen auch mit den-

jenigen von Gauchery überein, der (S. 152) die von ihm untersuchten Zwergpflanzen in ihrer Entwicklung als gehemmt ansieht, da er bei diesen das mechanische System gänzlich reduziert fand im Vergleich zu normalen; allerdings handelt es sich hier nicht um Kulturversuche. Kulturversuche hat Oger angestellt, dessen leider nur ganz kurze Mitteilung sich mit den Feststellungen von Gauchery und meinen eigenen in dieser Hinsicht übereinstimmen.

Zahlreiche Angaben finden sich dagegen über die Reduktion der mechanischen Elemente bei vermehrter Luftfeuchtigkeit. Haberlandt sagt Seite 183 im Anschluß an die Besprechung derartiger Versuche von Kohl: „Ob sich auch hierin ein zweckmäßiger, selbstregulatorischer Vorgang ausspricht, läßt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Doch ist darauf hinzuweisen, daß bei krautigen Pflanzen, welche in trockener Luft, an trockenen Standorten wachsen, die Bedeutung des Turgors für die Festigung der Organe eine geringere ist als sonst, da die Gefahr zeitweiligen Welkens viel näher liegt. Die reichliche Ausbildung der spezifisch mechanischen Zellen wird unter solchen Umständen nur von Vorteil sein.“ Diese Hereinziehung des „trockenen Standortes“ in diesem Zusammenhang ist ein gänzliches Mißverstehen der betreffenden Verhältnisse. Die Versuche von Kohl sind in feuchter Luft unter Glasglocken angestellt, und es haben sich hierbei anormale, hypoplastische Bildungen herausgestellt, wie ohne weiteres aus der Bemerkung Kohls Seite 99 hervorgeht: „aber immer waren sämtliche Organe dünner als bei in trockener Atmosphäre erwachsenen.“ Das ergibt sich z. B. auch aus Vergleich von Figur 12, Tafel II und Figur 1, Tafel III. Es ist natürlich gänzlich ausgeschlossen, daß unter sonst normalen Verhältnissen die Pflanzen in feuchtem Boden eine geringere Produktion ergeben können als die in trockenem Boden, von ganz extremen Xerophyten natürlich abgesehen; kurzum, die durch übermäßige Luftfeuchtigkeit erzielten Hemmungserscheinungen (dem Etiolement vergleichbar; siehe z. B. Winkler S. 65) müssen eine ganz andere Wirkung auf die Pflanze haben (durch Verhinderung genügender Nährstoffzufuhr, Hemmung der Assimilation usw.) als die normale Wasserzufuhr vom Boden aus, die eben bis zu einem für die Pflanzen nach der betreffenden Art verschiedenem Optimum in ganz anderer Richtung wirkt: durch Erhöhung der Produktion, also massigere Entwicklung der Pflanze. Man darf also bei einem Vergleich der Wirkung der normalen Wasserzufuhr, wie es hier durchgeführt wird, nur diejenige Feuchtkultur mit der Trockenkultur vergleichen, die, bei sonst gleichen äußeren Bedingungen, eine höhere Produktion zeigt als diese; sonst hat man anormale Verhältnisse. Und das bei vermehrter Wasserzufuhr vom Boden aus in verstärktem Maße ausgebildete mechanische Gewebsystem findet so seine kausale Erklärung. Diese Verhältnisse scheinen mir auch bei Küster (II. Aufl., S. 409) nicht scharf auseinandergehalten zu sein, indem dieser Autor „von Bewohnern trockener und feuchter Lokalitäten“ schlechthin spricht, bei welch letzteren

das mechanische Gewebsystem reduziert sei. Bodenfeuchtigkeit und Luftfeuchtigkeit sind aber zwei ganz verschiedene Dinge, wie zur Genüge hier auseinandergesetzt ist.

Hinsichtlich der oben zitierten Bemerkung von Haberlandt möchte ich noch darauf hinweisen, daß bei den vorliegenden Trockenkulturen die Bodentrockenheit so groß war, daß die Pflanzen bei dem jeden Morgen vorgenommenen Gießen jedesmal völlig schlaff waren, die Bedingungen für die erwähnte „zweckmäßige" Ausbildung aussteifender mechanischer Elemente also außerordentlich günstig gewesen sein müßten.

In gleichem Sinne wie die Arbeit von Kohl bewegen sich zahlreiche andere: z. B. von Vesque und Viet, von Lothelier. Auch in diesen Arbeiten handelt es sich um durch übermäßige Luftfeuchtigkeit hervorgerufene Hypoplasien, wie vor allem aus den Abbildungen Lotheliers auf den Tafeln hervorgeht: Die Feuchtpflanzen sind hier stets kleiner und dünner. Übrigens sei noch darauf hingewiesen, daß sich die hier beim Senf gemachten Beobachtungen auch unter den dortigen Verhältnissen offenbar nicht immer gänzlich unterdrücken ließen: Tafel XXI, Figur 24 bei Lothelier, Feuchtpflanze von *Pyracantha*, zeigt z. B. eine stärkere Entwicklung des Rinden-Sklerenchyms als die entsprechende Trockenpflanze in Figur 25. Graebner gibt Seite 637 ff. an, daß verschiedene Monocotyledonen der norddeutschen Heide auf feuchtem Standort schwächeres Sklerenchym besitzen als auf trockenem Standort. Tafel IX, Figur 3, Feuchtpflanze, *Juncus supinus* Moench, zeigt in der Tat eine schwächere Ausbildung des faszikularen Sklerenchyms gegenüber der Trockenpflanze in Figur 7; jedoch zeigt die Feuchtpflanze auf dieser Abbildung subepidermale Sklerenchymstränge, die der Trockenpflanze gänzlich fehlen. Im übrigen dürfte ein Eingehen auf diese und andere Arbeiten in diesem Zusammenhang überflüssig erscheinen, da es sich meist um Pflanzen vom natürlichen Standort handelt, und so die Lebensbedingungen doch zu mannigfaltig und unbekannt sind.

Derartige Beobachtungen haben denn auch dazu geführt, die Transpiration mit der verstärkten Ausbildung des mechanischen Gewebsystems in Zusammenhang zu bringen (z. B. Haberlandt, S. 183, Warming, S. 265, abgesehen von den zitierten und anderen Originalarbeiten). Es ist aber schon betont, daß die Reduktion der mechanischen Elemente durch übermäßige Luftfeuchtigkeit nicht in den Kreis dieser Betrachtung gehört; ebensowenig kann aber von ihr rückschließend gefolgert werden auf die vermehrte Ausbildung bei Trockenheit. Hier ist Winklers Bemerkung (S. 66) sehr zutreffend: „Küsters Annahme (S. 280), die Zwergexemplare trockener Standorte deuteten an, daß durch abnorm gesteigerte Transpiration, die den Transpirationsstrom beschleunigt, eher Hemmungserscheinungen veranlaßt zu werden scheinen, beruht auf der irrtümlichen Vorstellung, daß an trockenen Standorten mehr transpiriert würde als an nassen." Küster hat diese Ansicht aber offenbar nicht

aufgegeben, da in der neuen Auflage der Pathologischen Pflanzenanatomie Seite 229 wieder betont wird, „daß an Pflanzen von feuchten Standorten, also schwach transpirierenden Individuen . .“. Wir werden im nächsten Abschnitt Gelegenheit haben, zu zeigen, daß auf trockenem Boden die Transpiration nicht größer ist als auf feuchtem, sondern eher das Gegenteil der Fall ist. Ob dann die vermehrte Ausbildung des Sklerenchyms wirklich mit der Transpiration in Verbindung zu bringen ist, steht noch dahin, dünkt mir aber nicht wahrscheinlich, da die Unterschiede in der Transpiration zu gering sind.

Eine wichtige Stütze für die Anschauung, daß Trockenheit die Ausbildung des Sklerenchyms fördere, bildet dann die Tatsache, daß sich die extremen nicht sukkulenten Xerophyten in der Tat durch sehr stark ausgebildete mechanische Gewebe auszeichnen[1]). Es ist jedoch durchaus nicht bewiesen, daß diese Erscheinung wirklich unmittelbar vom Wasser beeinflußt wird und nicht vielleicht von anderen Faktoren, vornehmlich vielleicht Nährstoffmangel; Wassermangel könnte ja allerdings primär diesen verursachen, bei schwer aufschließbaren Böden. Früher habe ich einmal (Rippel II) kurz darauf hingewiesen, daß sich im Blattstiel mit zunehmendem Alter des Blattes ein sogenannter „Reifezustand“ einstellt, der sich im Übergang der Endodermis in den Tertiärzustand und in einer fortschreitenden Verholzung zu erkennen gibt, und der sich offenbar früher und intensiver bei ungünstigen Standortsverhältnissen einstellt. Damals habe ich auch an Wassermangel gedacht; jedoch nach den vorliegenden Senf-Versuchen kann mit Bestimmtheit ausgesagt werden, daß es der Wassermangel des Bodens als solcher nicht ist. Und daß in der Tat Nährstoffmangel zu xerophytischer Differenzierung führt, ersieht man bei Berthold (S. 194) und aus der dort angegebenen Literatur (Pethybridge, Gerneck); darnach treten xerophile Charaktere in nährsalzarmen Wasserkulturen auf.

Es ist auch nicht anzunehmen, daß die Lufttrockenheit in dieser Hinsicht anders wirken sollte. Abgesehen von der oben zitierten Bemerkung Winklers möge man sich daran erinnern, daß bei den vorliegenden Senfkulturen der verfügbare Wasservorrat des Bodens jeden Tag gänzlich erschöpft war, es also höchst gleichgültig für die Pflanze sein mußte, ob dieser Vorgang infolge erhöhter Lufttrockenheit oder infolge erhöhter Bodentrockenheit einige Stunden früher eintritt. Oder umgekehrt muß für die bodentrockene Pflanze die gleiche Luftfeuchtigkeit relativ erheblich „physiologisch trockener“ gewesen sein als für die bodenfeuchte. Der ganze Vorgang könnte sich doch offenbar höchstens quantitativ, nach unten, verschieben, indem die Pflanze bei größerer Lufttrockenheit eine noch geringere Produktion gezeigt hätte. Z. B. könnte man sich vorstellen, daß unter derartigen Verhältnissen in Reihe I die Pflanzen in 40 % Bodenfeuchtigkeit die Produktion, die tatsächlich bei 25 % Feuchtigkeit

[1]) Über diese Frage vergleiche man weiter unten im letzten Abschnitt.

erhalten wurde, ergeben hätten. Das ganze Bild muß aber, wie diese Überlegung zeigt, das gleiche bleiben.

Noch ein weiterer Punkt, der für die Ausbildung der mechanischen Elemente zu berücksichtigen ist, sind die Ernährungsverhältnisse. Snell und Flaskämpfer lassen die Ausbildung von Sklerenchym und Leitungsbahnen davon abhängig sein. Snell, dessen Versuche am besten mit den vorliegenden verglichen werden können, beobachtete (S. 469) an Keimpflanzen von *Phaseolus* nur an Stellen, wo Sklerenchym ausgebildet wurde, eine Anhäufung von Stärke. Hierzu ist jedoch zu bemerken, daß die Pflanzen, die kein Sklerenchym ausbildeten, im Dunkeln, in kohlesäurefreiem Raum oder mit eingegipstem Keimling erzogen wurden, also unter Verhältnissen, unter denen auch keine Stärke in nennenswertem Maße gebildet werden konnte. Daß bei den so erzielten Hemmungsbildungen denn auch kein Sklerenchym erzeugt wurde, kann danach ohne weiteres verständlich erscheinen, indem einfach die Nährstoffe nicht ausreichten und die verfügbaren nur auf den Ausbau der notwendigeren Organe verwendet wurden, wie auch bei Snell Seite 469 angedeutet ist. Es ist damit aber nicht bewiesen, daß andererseits bei genügendem Vorhandensein von Assimilaten die Ausbildung von Sklerenchym erfolgen muß. Winkler macht (S. 55) mit Recht darauf aufmerksam, daß es sich dann in erster Linie um Speichergewebe handelt, hier aber um die Entstehung verholzter Zellelemente.

Wir haben ferner gesehen, daß die Trockenpflanze im Vergleich zur Feuchtpflanze sogar zweifellos ein besser ernährter Organismus ist und doch werden die sklerenchymatischen Elemente hier bedeutend reduziert. Hinzu kommt noch, daß die Ausbildung der Leitungsbahnen sich in entgegengesetztem Sinne verhält, im Trockenblatt intensiver ist als im Feuchtblatt, also von einer durch Ernährungsverhältnisse bedingten Parallelität in der Ausbildung von Sklerenchym und leitenden Elementen, wie Snell annimmt, keine Rede sein kann. Die vermehrte Ausbildung der Leitungsbahnen kann ja auch, wie im nächsten Abschnitt noch zu zeigen sein wird, durchaus kein „zweckmäßiger" Vorgang sein, weshalb nicht einzusehen ist, warum die hierfür zur Verfügung gestellten Nährstoffe nicht ebenso gut zum Ausbau mechanischer Elemente verwendet werden könnten.

Die hier gemachte Annahme wurde dann auch durch die mikroskopische Untersuchung gestützt: Es zeigte sich, daß, bei den Pflanzen zur Zeit der ersten Blüte, rings um den Siebteil der Achse peripher eine zusammenhängende, eine Zellage dicke, mit Stärke angefüllte Zellschicht, Stärkescheide, verläuft, und zwar in der gleichen Ausbildung bei der Feuchtpflanze mit Sklerenchym über dem Siebteil (sie grenzt unmittelbar peripher an die Sklerenchymrinne an) und bei der Trockenpflanze ohne dieses Sklerenchym. Es ist deshalb nicht einzusehen, weshalb nicht auch bei der Trockenpflanze auf Kosten der angehäuften Stärke dieses Sklerenchym bereits bei der blühenden Pflanze aus-

gebildet werden konnte. Später ist das ja, wie oben gesagt, der Fall. Ob die Stärkeanhäufung dagegen eine Vorbedingung für die Sklerenchymausbildung ist, ist natürlich eine andere Frage und nur in dieser Richtung können die Beobachtungen von Snell Gültigkeit haben.

Überblickt man alle der hier für die Ausbildung des Sklerenchyms und Collenchyms mitgeteilten Beobachtungen in Verbindung mit den Feststellungen anderer Autoren, so scheint mir unzweifelhaft, daß wir hierfür keine anderen als organ-funktionelle Anpassungen bzw. Nichtanpassungen erblicken können. Ich möchte diese Erscheinung mit dem Kamptotrophismus in Beziehung bringen, wie ihn zuletzt Neubert untersucht hat. Die unter dem Einfluß der Krümmung auf der Konvexseite stattfindende vermehrte Ausbildung mechanischer Elemente entspricht wohl dem vorliegenden Fall; nur daß hier die krümmende Kraft nicht dauernd einseitig wirkt, sondern immer nur kurze Zeit einseitig, dann wieder auf eine andere Stelle einwirkt; in ihrer Summation muß sie also allseitig wirken.

Küster hat in der ersten Auflage seiner Pathologischen Pflanzenanatomie Seite 52/53 den Begriff der Inaktivitätshypoplasie diskutiert, aber nicht anerkannt: „Nach dem bisherigen Stand unserer Kenntnisse gibt es keine Faktoren, die — auch bei energischer Einwirkung — nur eine Gewebeform beeinflussen und an normaler Entfaltung hindern.“ In der zweiten Auflage hat er diesen Begriff ganz fallen lassen. Es liegt aber bei diesen Senfkulturen ein Fall vor, der sich meiner Ansicht nach gar nicht anders deuten läßt: lediglich das mechanische System erfährt eine sehr beträchtliche Reduktion bei der Trockenpflanze, während alle anderen hier untersuchten Gewebeformen, wie wir gesehen haben, eine progressive Entwicklung zum xerophilen Typus erfahren. Ausdrücklich möchte ich mich dabei aber gegen den etwaigen Vorwurf der „anthropomorphistischen Vorstellung“ (Küster, S. 421) verwahren. Es braucht das Unterbleiben der Ausbildung der mechanischen Elemente nicht aus „Materialersparnis“ zu erfolgen; das wäre bei der kräftig ernährten Trockenpflanze auch eine direkt widersinnige Auffassung. Um so deutlicher tritt aber wohl der allein bestimmende Einfluß des „Nicht-Gebrauches“ hervor (was auch nicht irgendeine verschleierte psychistische Auffassung sein soll). Die kausal-mechanische Erklärung muß natürlich weiteren Forschungen vorbehalten bleiben.

Wenn ich bisher von mechanischem Gewebe schlechthin gesprochen habe, so ist es noch nötig hervorzuheben, daß für diese Betrachtung der oberirdischen Pflanzenteile fast ausschließlich die Biegungsfestigkeit in Betracht kommt. Im Anschluß daran ist auf die Arbeit von Simon hinzuweisen, der die Ausbildung sklerenchymatischer Zellen (Sklereiden) im Wundkallus quantitativ mit sinkender Luftfeuchtigkeit stärker ausgebildet fand (S. 361, 454, 476). Er nimmt im Gegensatz zu Haberlandt (S. 361, 1906) an, daß diesen Zellen keine mecha-

nische Leistung zukomme und erblickt darin lediglich ein „Analogon in der Struktur der Xerophyten, welche ja ebenfalls bei Beschleunigung der Wasserabgabe eine Zunahme des Sklerenchyms und der Gefäße zeigen". Diese letztere Auffassung dürfte, wie oben ausgeführt, irrig sein. Auch ist kein Grund angegeben, weshalb diesen Sklereiden keine mechanische Bedeutung, hier Druckfestigkeit, zukommen soll. Daß ihre Ausbildung bei höherer Feuchtigkeit schwächer ist, kann ja seinen Grund in der erhöhten Turgeszenz des Wundgewebes haben, die auch eine erhöhte Festigkeit bedingen muß. Bei noch weiter fortschreitender Lufttrockenheit gehen diese Sklereiden ja auch quantitativ wieder zurück (S. 455), nur die Stärke der Sklerose der einzelnen Zelle nimmt noch zu; das Maximum der Sklereidenausbildung fällt offenbar mit dem Maximum der Kalluswucherung zusammen. Man kann also nicht ohne weiteres einen mechanischen Einfluß leugnen; das müßte erst weiter untersucht werden. Jedenfalls steht aber diese Beobachtung nicht in Gegensatz zu der Annahme, daß nicht primär die größere Lufttrockenheit die Ausbildung sklerenchymatischer Elemente fördere.

Auch auf die Arbeit von Wildt sei noch hingewiesen, der in trockenem Boden bei Radieschen stärkere Ausbildung von Sklerenchym gefunden hat als in feuchtem Boden. Da es sich hier um ein unterirdisches Organ handelt, so müßten allerdings andere Verhältnisse vorliegen, da die Biegungsfestigkeit, auf welche die oberirdische Achse beansprucht wird, hier wegfällt. Ich denke, diesen Versuch zu wiederholen und möchte daher an dieser Stelle nicht weiter auf diese Frage eingehen.

Die Vermehrung der Leitungsbahnen in der Trockenpflanze.

Daß trotz der Zunahme der Leitungsbahnen in der Trockenpflanze gegenüber der Feuchtpflanze der relative Gehalt an Ligninen, wie er oben durch Oxydation mit Wasserstoffsuperoxyd und Ammoniak wenigstens annähernd bestimmt wurde, in beiden ungefähr der gleiche ist, ist nun, nach den oben mitgeteilten Beobachtungen, erklärlich: Der vermehrte Ligningehalt der Trockenpflanze in den wasserleitenden Elementen wird in der Feuchtpflanze kompensiert durch eine erhöhte Ausbildung verholzter mechanischer Elemente. Diese Feststellung war mir selbst überraschend, da nach den Literaturangaben das Gegenteil zu vermuten war. Die zeitraubende Zellulosebestimmung, die vor der mikroskopischen Untersuchung ausgeführt wurde, wäre dann unterblieben. Doch gibt diese Bestimmung eine willkommene Bestätigung der mikroskopischen Untersuchung.

Was die stärkere Ausbildung der Leitungsbahnen selbst betrifft, so ist eine solche in der Trockenpflanze verständlich und auch zu erwarten, wenn auch bisher noch nicht bei der gleichen Pflanze, unter genau bekannten experimentellen Bedingungen zahlenmäßig nachgewiesen. v. Zalenski gibt zwar eine Reihe von Messungen, die zeigen, daß Pflanzen trockener Standorte

ein bedeutend dichteres Nervennetz in der Blattspreite ausbilden als die feuchter Standorte; es handelt sich hier aber um lauter verschiedene Pflanzenarten der abweichendsten ökologischen Typen, die uns keinerlei Aufschluß über die primären Bildungsbedingungen geben können, die, auf einen Organismus wirkend, erst in langer Umbildung zu jenen führen können. Für die sich in der Zusammenfassung Seite 440 findende Bemerkung „verschiedene Exemplare einer und derselben Art, welche bei ungleichen biologischen Verhältnissen aufgewachsen sind, haben auch ungleiche Ausbildung des Gefäßsystems der Blätter" sind aber keine Belege angeführt. Schuster, ebenso Nordhausen stellten an natürlichem Material Verdichtung der Blattnervatur bei Sonnenblättern im Vergleich zu Schattenblättern, Cannon die vermehrte Ausbildung verholzter Elemente nicht bewässerter Pflanzen gegenüber bewässerten der Wüste Tucson, aber auch an natürlichem Material, fest. Nach Heuser (S. 425) nimmt die Leitbündeldichte mit steigender Bodenfeuchtigkeit ab, doch sind die Messungen zu wenig eingehend und zeigen übrigens (Tabelle IV, S. 424) manchmal gerade das umgekehrte Verhalten! Die Feststellung ferner, daß große Luftfeuchtigkeit Reduktion der Leitungsbahnen veranlaßt, kommt hier, wie oben für die sklerenchymatischen Elemente ausgeführt wurde, nicht in Betracht, ebensowenig eine gleiche Reduktion bei Wasserformen im Vergleich zu Landformen, worauf im einzelnen nicht mehr näher eingegangen zu werden braucht.

Die Vermehrung der Leitungsbahnen ist ganz offenbar einzig und allein eine Folge der erschwerten Wasserversorgungsverhältnisse. Ob dies im vorliegenden Fall den Pflanzen von Nutzen, also „zweckmäßig", ist, das ist hier allerdings teilweise unbedingt zu verneinen. Trotz der vermehrten Ausbildung der Leitungsbahnen wird die Pflanze doch wohl nicht mehr Wasser aus dem Boden heraufpumpen können; es liegt hier wohl lediglich ein von der schwierigen Wasserversorgung ausgelöster Reizvorgang vor, der eben in einer der Pflanze in ihrer inneren Organisation vorgezeichneten Richtung zur Wirkung kommen muß. Betrachten wir zwei neuere Anschauungen: Winkler (dort eingehende Literatur über den Zusammenhang von Gefäßbildung und Transpiration) sagt Seite 71, daß es die Transpirations steigerung sei, die fördernd auf die sekundäre Holzbildung wirke, bzw. (S. 77) „der Grad der Inanspruchnahme der Gefäße". Snell hat ausgesprochen, daß der „Transpirationsstrom als solcher nicht direkt für die Ausbildung der verholzten Elemente im Epicotyl von *Phaseolus* in Betracht" komme, daß die Ausbildung der später verholzten Elemente (Leitungsbahnen und Sklerenchym) nur von der Bewegung der Nährstoffe abhängig sei. Beide Ansichten sagen wohl, in Hinblick auf die uns hier interessierende Frage, dasselbe: Es kann, allerdings auch ohne daß die Transpiration gesteigert wird, wobei die größere Inanspruchnahme der Gefäße selbstverständlich ist, doch auch in anderer Richtung eine größere Inanspruchnahme der Tracheen stattfinden, nämlich wenn

die Wasserversorgung ungünstig ist: Dann müssen sämtliche Leitungsbahnen in wechselseitigem Kampf miteinander liegen, in dem jeder Teil bestrebt ist, von seiner Nachbarbahn die für ihn schwierige Wasserversorgung zu ergänzen.

Wir haben hier also dasselbe Bild wie bei der vermehrten Ausbildung von wasserleitenden Elementen in der normalen Pflanze: die Ausbildung hauptsächlich oder ausschließlich von kurzen tracheidalen Verbindungsbahnen (Rippel, S. 46 ff.), die sich in vermehrter Zahl überall da einstellen, wo lokale verstärkte Anforderungen an die Hauptleitungsbahnen gestellt werden, und die, gegebenenfalls, einen Ausgleich zugunsten der am schlechtesten versorgten Teile ermöglichen. Das ist aber bei der Trockenpflanze sicherlich eine ständige und nicht nur lokal begrenzte Erscheinung, während es in normalen, ausreichend mit Wasser versorgten Pflanzen meist nur zeit- und stellenweise der Fall zu sein pflegt und daher dort im allgemeinen lokal auf bestimmte Bündelverbindungszonen beschränkt ist, worüber man die Arbeiten von Gerresheim, Rippel (I), Sauerbrei, F. J. Meyer vergleichen möge.[1])

Man könnte allerdings auch an eine wasserspeichernde Funktion der mehr gebildeten Tracheen denken, nach Art der Speichertracheiden, wie denn auch die blinden Enden in den Nervenmaschen eine, besonders nach den oberen Blättern zu, also da wo das Maschennetz dichter wird, ziemlich beträchtliche Anhäufung kurze, im Verhältnis zur Länge dicker tracheidaler Glieder zeigen. Doch glaube ich, daß die Wasserspeicherung im vorliegenden Falle so gering sein kann, daß mit dieser Erklärung nichts gewonnen wäre. Die typischen Speichertracheiden, wie sie Haberlandt (S. 381) auffaßt, stehen ja auch oft nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Gefäßsystem, was hier aber nicht der Fall ist.

Der zweite oben erwähnte Punkt betrifft den Einfluß der Ernährungsverhältnisse. Allerdings ist ja die Trockenpflanze reichlicher ernährt als die Feuchtpflanze. Ob jedoch dieser Umstand entscheidend ist, ist nach dem im vorigen Abschnitt über die Ausbildung des Sklerenchyms Gesagten zum mindestens sehr fraglich.

Noch ein dritter Punkt sei erwähnt: Die vermehrte Ausbildung von Leitungsbahnen wurde auch mit einem erhöhten Wassergehalt der Kambiumzellen in Zusammenhang gebracht. In Übereinstimmung mit Winkler, auf dessen Diskussion (S. 74) hier verwiesen sei, kann ich mich dieser Auffassung nicht anschließen. Ein erhöhter Wassergehalt der Kambiumzellen ist bei den vorliegenden extremen Trockenpflanzen nicht anzunehmen. Der Wassergehalt der Trockenpflanzen ist hier natürlich geringer als

---

[1]) Ich kann mich also der Anschauung von Küster (S. 392, 420) nicht anschließen. Auch die bei Bakterien-Infektionen usw. stattfindende vermehrte Gefäßbildung kann sehr wohl in dem hier angeführten Sinne ihre Ursache finden; es handelt sich dabei ja auch hauptsächlich um englumige Gefäße bezw. Tracheiden, also Verbindungsbahnen.

der der Feuchtpflanzen, wie folgende Zahlen in Tabelle XIX noch zeigen, die von Reihe I gewonnen wurden. Die Pflanzen wurden dabei 2 Stunden nach dem morgendlichen Gießen geerntet. Eine Ernte zu anderer Zeit, etwa vor dem Gießen, hätte die erhaltenen Unterschiede selbstverständlich noch bedeutend intensiver gestalten müssen; sie sind also um so beweiskräftiger.

Tabelle XIX.

Senf, Trockensubstanz in Prozent des Frischgewichtes bei Reihe I.

Gefäß Nr.	Wassergehalt des Bodens in % der Wasserkapazität			
	25	40	55	85
1	14,08	12,40	13,52	15,42
2	13.97	12,24	10,62	13,43
3	14,19	12,02	12,46	14,42
4	15,17	11,78	12,83	14.78
Im Mittel	14,37 ± 0,23	12,11 ± 0,10	12.36 ± 0,42	14,51 ± 0,29

Die Differenzen sind mit 2,01 ± 0,48 bei 25 und 55 % gesichert, bei 25 und 40 % noch mehr. Auffällig sind die hohen Zahlen bei 85 %; doch wurde oben darauf hingewiesen, daß diese Serie offenbar geschädigt war; sie kommt hier also nicht in Frage.

Schließlich sollte noch im Anschluß an die vorliegenden Fragen gezeigt werden, daß unter den hier geschaffenen Verhältnissen in der Tat die Trockenpflanzen keine relativ stärkere Transpiration zeigen als die Feuchtpflanzen. Bei Versuchsreihe I verdunsteten, einen Tag vor der Ernte, die Kulturgefäße innerhalb 24 Stunden bei

Bodenfeuchtigkeit 25 % . . . 50 Gramm Wasser
,, 40 % . . . 150 ,, ,,
,, 55 % . . . 280 ,, ,,

Das ergibt pro Gramm oberirdische Trockensubstanz innerhalb 24 Stunden bei

Bodenfeuchtigkeit 25 % . . . 20,2 Gramm Wasser
,, 40 % . . . 26,9 ,, ,,
,, 55 % . . . 32,0 ,, ,,

also sicherlich keine relativ größere Verdunstung der Trockenpflanze, sondern eine erheblich niedrigere.

Da hier jedoch die Oberflächenverdunstung des Bodens, die natürlich bei höherer Feuchtigkeit größer ist, nicht berücksichtigt wurde, ebensowenig die transpirierende Oberfläche, so wurde ein neuer Versuch mit *Tropaeolum* angesetzt, bei dem diese Verhältnisse berücksichtigt wurden. Diese Pflanze wurde gewählt, weil sie sich ganz besonders zur Bestimmung der transpirierenden Oberfläche eignet. Zu diesem Versuch wurden kleine zu den hiesigen Vegetationsversuchen benutzte Zinkgefäße verwendet die eine

Füllung von 6500 Gramm hiesigen (Rosentaler) Lehmboden erhielten, der ein Wasserfassungsvermögen von 37 % bei 10 % Feuchtigkeit, zusammen also 47 % besaß. Über den Lehmboden wurde eine Schicht von 2000 Gramm Glassand mit einem Wasserfassungsvermögen von 28 % bei 0 % Feuchtigkeit gegeben, um auf diese Weise die Oberflächenverdunstung nach Möglichkeit auszuschalten. Je 4 Töpfe erhielten nun 80, 55 und 30 % der wasserfassenden Kraft, wobei natürlich das verschiedene Wasserfassungsvermögen von Lehmboden und Sand entsprechend berücksichtigt wurde. Ferner wurde von jeder dieser Serie ein nicht bepflanztes Gefäß aufgestellt, als Maßstab für die reine Oberflächenverdunstung.

In jeden Topf wurden 7 Samen eingesät, die alle aufgingen. Da sich herausstellte, daß die höchste Wassergabe von 80 % völlig der von 55 % entsprach, eher noch etwas gelitten hatte, so wurden nur die beiden anderen Serien untersucht, und zwar je zwei Gefäße; die beiden anderen sollten eine andere, nicht hierher gehörige Frage entscheiden. Nachdem die Pflanzen schöne Blätter entwickelt hatten, aber noch keinen Blütenansatz zeigten, wurde 6 Tage nacheinander (18. bis 23. August 1918) das verdunstete Wasser bestimmt und stets, wie auch vorher, durch die Ventilationsröhren von unten ersetzt. Das unbepflanzte Gefäß bei 30 % Feuchtigkeit ergab während dieser Zeit überhaupt keinen Gewichtsverlust, das mit 55 % 80 Gramm, welche Zahl, abgerundet auf 100, von der gewogenen Verdunstungsgröße abgezogen wurde. Es ist das noch zu ungünstig gerechnet, wenn man beachtet, daß die wirkliche Oberflächenverdunstung der bepflanzten Gefäße infolge der Beschattung sicherlich noch etwas geringer gewesen sein muß. Es ergaben sich nun die in Tabelle XX angeführten Zahlen.

Tabelle XX.

		Oberirdische Trockensubstanz in gr.	Blattoberfläche in cm²	Verdunstetes Wasser in gr. (nach Abzug von 100 gr.)	Verdunstetes Wasser in gr.	
					pro 1 gr. oberirdische Trockensubstanz	pro 1000 cm² Blattoberfläche
Bei Bodenfeuchtigkeit 30 %	Gefäß 1	3,1	541,9	570	184	1051
	„ 2	3,5	612,1	560	160	914
	Im Mittel	3,3	577,0	565	172	982
Bei Bodenfeuchtigkeit 55 %	Gefäß 1	5,7	1315,9	1255	220	954
	„ 2	5,4	1304,0	1320	246	1012
	Im Mittel	5,55	1310,0	1288	233	983

Man sieht also, daß die Transpiration, bezogen auf gleiche Blattoberfläche, bei Trocken- und Feuchtpflanzen völlig gleich

war; bezieht man auf gleiches Trockengewicht, so ergibt sich sogar für die Feuchtpflanze ein geringer Überschuß, der aber vielleicht nur zufällig ist oder auch in anderer Richtung gedeutet werden kann (siehe nächsten Abschnitt). Es könnte das aber auch auf die von allen Nährstoffen bekannte Erscheinung hindeuten, daß die Pflanzen mit dem im Überschuß gebotenen Nährstoff „Luxuskonsumtion“ treiben. Das ist eine schon oft beobachtete Erscheinung, worüber man Pfeiffer (III, S. 223), sowie die Arbeiten von v. Seelhorst (S. 416) und seiner Schüler vergleichen möge. Merkwürdigerweise hat Heuser bei verschiedenen Weizensorten bedeutend größere Verdunstung bei weniger Bodenwasser pro 1 Gramm Trockensubstanz gefunden, zitiert aber Seite 428 die Versuche von Kolkunow, wonach gleiche Fläche bei viel Wasser trotz weniger Spaltöffnungen mehr verdunstet als bei wenig Wasser. Auf diesen Widerspruch geht er jedoch nicht ein. Worin er begründet ist, vermag ich nicht zu sagen. Jedenfalls stimmen die Beobachtungen von Kolkunow mit vorliegenden überein.

Jedenfalls aber transpiriert die Trockenpflanze nicht mehr als die Feuchtpflanze, und wenn wir trotzdem von einer erhöhten Inanspruchnahme der Leitungsbahnen sprechen wollen, so kann dies nur in dem oben angedeuteten Sinne geschehen.

Die Vermehrung der Spaltöffnungen bei der Trockenpflanze.

Die Erscheinung, daß beim Trockenblatt eine erhebliche Vermehrung der Spaltöffnungen im Vergleich zum Feuchtblatt eintritt, ist zunächst gewiß etwas auffallend; bestätigt wurde dieser Befund durch die Beobachtungen Sorauers an der Gerste, Heusers beim Weizen, während Wilms an der Kartoffel bei der Trockenpflanze weniger Spaltöffnungen fand; doch sind die Beobachtungen des letzteren zu unkontrollierbar, da jede Angabe über Insertionshöhe usw. des untersuchten Blattes fehlt. Die Wichtigkeit dieser Angabe erhellt aber zur Genüge aus den Untersuchungen von Yapp und Neese, sowie den vorliegenden. Für Krüppelpflanzen geben ferner Bonnier und Russel erhöhte Spaltöffnungszahl an, was Bott für den Schlehkrüppel in Abrede stellt. Lippold fand wiederum bei derselben Pflanze teils mehr, teils weniger Spaltöffnungen pro mm^2 Blattfläche gegenüber normalen. Im übrigen ist es eine herrschende Meinung, daß Trockenheit eine Reduktion in der Zahl der Spaltöffnungen verursache. Wir müssen jedoch die schon öfters im Verlaufe der vorliegenden Erörterungen festgestellte Tatsache beachten, daß die Reduktion der Spaltöffnungen bei der Trockenpflanze nur für den Vergleich verschiedener Pflanzenarten und -Typen gilt, hier aber die Variabilität einer Art zu untersuchen ist, wobei wir zu dem entgegengesetzten Ergebnis kamen. Nur für das Sonnenblatt steht bisher die gleiche Gesetzmäßigkeit fest, wie hier für das Trockenblatt.

Der Grund für diesen scheinbaren Widerspruch liegt wohl in folgendem (wobei kaum hervorgehoben zu werden braucht, daß dies natürlich nicht als feststehende Tatsache, sondern als „Arbeitshypothese" betrachtet werden soll): Wir haben oben gesehen, daß die Trockenpflanze sehr wahrscheinlich ein besser ernährter Organismus ist als die Feuchtpflanze, der infolgedessen auch eine lebhafte Assimilationstätigkeit zu entfalten bestrebt sein muß. Oben wurde kurz darauf hingewiesen, daß in der Tat die Trockenpflanzen eine relativ etwas größere Blattfläche zu besitzen scheinen als die Feuchtpflanzen. Darauf deutet vielleicht die bei den Tropaeolum-Versuchen mitgeteilte Erscheinung hin, daß der Wasserverbrauch pro 1 Gramm oberirdischer Trockensubstanz gleich ist, auf gleiche Blattoberfläche bezogen, aber bei der Trockenpflanze etwas niedriger, was, wenn es sich um eine wirkliche Gesetzmäßigkeit handeln sollte, nur durch die relativ größere Entwicklung der Blattoberfläche bei den Trockenpflanzen erklärt werden kann. Vermutlich ist es auch dieser lebhafteren Assimilationstätigkeit zuzuschreiben, daß die Vegetationszeit der Blätter der Trockenpflanze merklich verlängert gefunden wurde im Vergleich zu derjenigen der Feuchtpflanze, was wir daraus geschlossen haben, daß bei letzteren die Blätter kurz vor der Samenreife bereits sämtlich vergilbt und größtenteils abgefallen waren, während sie bei ersterer noch durchweg grün geblieben waren und fest am Stengel hafteten. Diese Erscheinung der späteren und langsameren Resorption der Blätter bei Trockenpflanzen erwähnt auch bereits Hellriegel (S. 691).

Einen weiteren Hinweis in dieser Richtung können wir in der oben mitgeteilten starken Vermehrung des Chlorophyllapparates erblicken. Es muß aber dahingestellt bleiben, ob dies eine unmittelbare Folge des Stickstoffreichtums der Trockenpflanze ist, was ja sehr verständlich erscheinen kann, da das Chlorophyll selbst ein stickstoffhaltiger Körper ist, und hierdurch die erhöhte Assimilationstätigkeit primär bedingt ist; oder ob die durch andere in der Trockenpflanze stattfindenden Vorgänge verursachte erhöhte Assimilationstätigkeit erst sekundär auf die Ausbildung des Chlorophyllapparates wirkt. Das ist für unsere Betrachtung auch gleichgültig. Die tatsächlich gesteigerte Assimilationstätigkeit der Trockenpflanzen ist denn auch durch zahlreiche Versuche festgestellt: Ad. Mayer hat bedeutend höheren Fettgehalt und Eiweißgehalt in der Trockenpflanze nachgewiesen, ebenso v. Seelhorst und seine Schüler.

Daß hierbei eine Vermehrung der Spaltöffnungen in Hinsicht auf vermehrten Kohlensäure- und Sauerstoff- (nicht Wasser-!) Austausch stattfindet, kann ebenfalls verständlich erscheinen. Hierbei muß aber der Wassermangel störend eingreifen. Vermehrung der Leitungsbahnen vermag das fehlende Wasser, unter obwaltenden Verhältnissen, natürlich nicht zu beschaffen; die Reduktion in der Spaltöffnungs größe und die teilweise Verkalkung und Verschleimung schafft wenigstens einen gewissen Ausgleich für die vermehrte Zahl, oder zeigt wenigstens das

Bestreben der Pflanze, die durch Vermehrung der Spaltöffnungen erhöhte Wasserschwierigkeit auszugleichen. Eine Stütze findet diese Anschauung in der von Moeller mitgeteilten Beobachtung (S. 171), daß bei Zwergpflanzen, die durch Nährstoffmangel in Wasserkulturen erzogen wurden, keine Vermehrung der Spaltöffnungen gegenüber gut ernährten Pflanzen festzustellen war; leider sind aber die Angaben Moellers recht dürftig, so daß eine Nachprüfung erwünscht wäre.

Wir können uns demnach vorstellen, daß in der Trockenpflanze ein Kampf zwischen diesen beiden Faktoren sich abspielt: Einrichtungen zu schaffen, einerseits zu einer erhöhten Assimilationstätigkeit, und zu einer Beschränkung im Wasserverbrauch andererseits, zwei Vorgänge, die sich offenbar teilweise entgegenarbeiten müssen. Der einzelne Organismus, hier der Senf, ist aber augenscheinlich nicht ganz imstande, einen genügenden Ausgleich zwischen diesen beiden Faktoren zu schaffen. Betrachtet man nun die typischen nicht sukkulenten Xerophyten, so sieht man, daß sich bei ihnen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung dieser Ausgleich vollzogen haben muß, den der einzelne Organismus in seiner Ontogenese nicht völlig erreichen kann.

Es mag am Schluß dieses Abschnittes nochmals hervorgehoben werden, daß man die Trockenpflanze nicht lediglich in ihrer Beziehung zur Wasserversorgung, sondern auch zum Kohlenstoff- und Sauerstoff-Austausch, vor allem in Hinsicht auf den Spaltöffnungsapparat, betrachten muß.

Lichtpflanze und Trockenpflanze.

Die oben beschriebenen anatomischen Merkmale des Trockenblattes im Vergleich zu denen des Feuchtblattes lassen in vielen Fällen eine Analogie zu den Sonnen- und Schattenblättern erkennen. Wir finden als gemeinsames Merkmal von Trockenblatt und Sonnenblatt: Verdichtung der Blattnervatur (Nordhausen, Montemartini), weniger starke Wellung der Epidermisseitenwände (Nordhausen, Dufour), (Verkalkung und) Verschleimung einzelner Epidermiszellen (Gaulhofer), Vermehrung der Spaltöffnungen (Dufour, Mer); weitere Literatur bei Küster, Seite 223 ff., 409 ff. Was dagegen das Mesophyll betrifft, so können wir in der Ausbildung der Pallisaden des Trockenblattes kein völliges Analogon zu dem Sonnenblatt erblicken, indem bei diesem die Pallisadenschicht in radialer Richtung sehr verstärkt entwickelt ist (Stahl, I), was zu einer Dickenzunahme der ganzen Blattspreite führt. Bei der Trockenpflanze dagegen konnte hier lediglich eine Vermehrung der Pallisaden in tangentialer Richtung festgestellt werden; die Dicke der Spreite war bei ihr noch um ein geringeres kleiner als beim Feuchtblatt. Allerdings könnte das Sonnenblatt von *Sinapis alba* L. ja sich auch in dieser Hinsicht anders verhalten, was nicht bekannt ist.

Es erhebt sich nun die Frage: Müssen Sonnen- und Trockenblätter als identisch betrachtet werden, oder handelt es sich hier lediglich um eine gewissermaßen zufällige Übereinstimmung, die auf die gleiche Wirkung verschiedener Ursachen zurückzuführen ist? Demgemäß lassen sich folgende Möglichkeiten in Betracht ziehen:

1. Licht wirkt als Trockenheit. Es ist das ganz zweifellos ein in der Natur meist verwirklichter Fall. In direkter Sonnenbestrahlung wird stets die relative Luftfeuchtigkeit geringer sein als an gleicher Stelle im Schatten. Und ebenso wird der sonnige Standort einer intensiveren Austrocknung unterliegen müssen als der schattige; eine einzeln stehende Pflanze wird der Wirkung der Bodentrockenheit, unter gleichen Grundwasserverhältnissen, wenigstens wenn es sich um nicht sehr tiefwurzelnde Pflanzen handelt, also mehr ausgesetzt sein als eine Pflanzengenossenschaft. Es dürfte nicht leicht sein, in allen derartigen Fällen die spezifische Wirkung von Licht und Trockenheit streng auseinander zu halten und die Beteiligung des einen Faktors an den beobachteten Veränderungen neben der des anderen zu erkennen; unter natürlichen Verhältnissen scheint das fast unmöglich zu sein. Um so berechtigter ist dagegen die Forderung, diese Unterschiede nicht lediglich vom Standpunkt vermehrten oder verminderten Lichtgenusses zu betrachten. In einer soeben erschienenen Arbeit finde ich, daß Drude ebenfalls auf diesen Punkt als den seiner Ansicht nach schwerwiegendsten Faktor, als Folge der Sonnenbestrahlung hinweist (S. 262).

2. Trockenheit wirkt als Licht. Genauer ausgedrückt heißt das: Bei dem Trockenblatt wirkt die gleiche Lichtmenge intensiver als beim Feuchtblatt. Das ist allerdings eine zur Zeit schwer diskutable Möglichkeit. Man könnte daran denken, daß die gleiche Lichtmenge durch das Trockenblatt mit seinem vermehrten Chlorophyllapparat stärker ausgenutzt werden kann und ferner, daß vielleicht auch die, wie oben gezeigt wurde, bei genügendem Vorhandensein leicht löslicher anorganischer Nährstoffe, erhöhte Salzkonzentration in den Zellen der Trockenpflanze ebenfalls eine intensivere Einwirkung der gleichen Lichtmenge zur Folge hat.

3. Licht wirkt anders als Trockenheit. Nach den bisher gemachten Beobachtungen käme hierbei nur die verschiedenartige histologische Ausbildung der Pallisaden in Betracht, wenn sich das wirklich als ein Unterschied von Sonnen- und Trockenblatt herausstellen sollte. Was weitere Einzelheiten betrifft, so liegen leider noch keine weiteren Beobachtungen über die ausschließliche Wirkung der Bodentrockenheit vor.

4. Licht wirkt wie Trockenheit. Dieser Punkt beansprucht die größte Beachtung. Beide Faktoren beeinflussen zweifellos den Chlorophyllapparat im Sinne einer Tätigkeitssteigerung. Sekundär kann hierdurch auch wiederum die Aus-

bildung der übrigen Gewebe (Spaltöffnungen, Leitungsbahnen) in gleichem Sinne beeinflußt werden. Es könnte aber auch der Fall sein, daß beispielsweise die Ausbildung der Leitungsbahnen beim Trockenblatt bereits primär von der Wasserversorgung selbst bestimmt wird, beim Lichtblatt dagegen erst sekundär in obigem Sinne. Kurzum, es ergeben sich hier die verschiedenartigsten Möglichkeiten, die wir zur Zeit noch nicht im einzelnen erkennen, von denen wir uns aber vorstellen können, daß sie auf verschiedenem Wege zum gleichen Ziel führen. Es ist natürlich nur der Zweck dieser Ausführungen, auf diese verwickelten Fragen aufmerksam zu machen, die sicherlich bisher zu einseitig lediglich vom Standpunkt des vermehrten Lichtgenusses aus betrachtet worden sind.

Eine erhebliche Schwierigkeit zu diesem Punkt bietet die Frage, ob in der Tat die Sonnenblätter besser ernährt sind als die Schattenblätter und auch kräftiger assimilieren. Letzteres scheint der Fall zu sein. A. Müller fand (S. 491 ff.), daß im Schatten Schatten- und Sonnenblätter auf gleicher Fläche gleich stark assimilieren. Das kann nicht das Gegenteil beweisen; denn hier kann die Lichtmenge nur so groß gewesen sein, daß das Sonnenblatt eben auch keine größere Lichtmenge absorbieren und zu erhöhter Assimilationstätigkeit verwenden konnte wie das Schattenblatt. In der Sonne ergab sich denn auch ein Übergewicht zugunsten der Sonnenblätter. Es muß dabei noch darauf aufmerksam gemacht werden, daß zu einem solchen Vergleich nur die Berechnung auf gleiche Flächeneinheit als Maßstab genommen werden darf. Bei Berechnung auf gleiche Trockensubstanz muß die relativ größere Trockensubstanzproduktion der Sonnenblätter, wie sie in der Vermehrung sämtlicher Gewebselemente auf gleicher Fläche zum Ausdruck kommt, ein falsches Bild ergeben (vgl. auch Müller, S. 495). Kräftigere O^2- und CO^2-Ausscheidung bei Sonnenblättern im Vergleich zu gleicher Fläche von Schattenblättern hat auch in ausgedehnten Versuchen Géneau de Lamarlière festgestellt.

Was die Versorgung von Sonnen- und Schattenblättern mit anorganischen Nährstoffen betrifft, so würde sich aus der Arbeit von Graf zu Leiningen allerdings ergeben, daß die Schattenblätter der Buche auf gleicher Fläche einen erheblich größeren Gehalt an anorganischen Nährstoffen (und auch an Stickstoff) aufweisen. Jedoch ist hier vor allem der um das Doppelte höhere Kaligehalt auffallend, und das legt den Verdacht nahe, daß die Blätter nicht gleichalterig gewesen sind, sondern die Schattenblätter jünger waren. Über die Zeit der Entwicklung ist aber nichts angegeben. Da ferner die Versuchsbuche im September gefällt wurde, so ist auch die allmählich eintretende Abwanderung der Nährstoffe aus den Blättern (Literatur bei Swart; auch Rippel III) in Betracht zu ziehen, die bei den Schattenblättern noch nicht in dem Maße erfolgt sein konnte wie bei den Sonnenblättern, was sicher der Fall war, wenn erstere jünger waren. Jedenfalls ist ein solcher Vergleich nicht so einfach; und

aus den angegebenen Gründen kann ich in dem besprochenen Versuch keine Widerlegung der hier vertretenen Anschauung erblicken. Auch in dem Versuch von Nordhausen (S. 502), der mäßig beleuchtete Zweige zurückgeschnitten hat, aber keine Strukturänderung beobachtete, obgleich die Blätter Riesendimensionen annehmen, ist wohl nicht für die gegenteilige Auffassung beweisend, da lediglich gezeigt wird, daß übermäßige Ernährung nicht zu dem Sonnenblattypus führen muß. Das ist auch leicht verständlich, da ja das mäßige Licht das gleiche bleibt, somit also eine intensivere Lichtausnützung und Assimilation nicht durch die Sonnenblattstruktur erzielt werden kann, sondern nur durch eine Vergrößerung der Blattfläche, wie beobachtet wurde.

Eine vielleicht verschiedene Transpiration von Sonnen- und Schattenblättern dürfte für unsere Frage vermutlich gleichgültig sein, denn es wurde oben gezeigt, daß Pflanzen in trockenem Boden keineswegs relativ mehr transpirieren als Pflanzen aus feuchtem Boden, und doch größere Anreicherung an Stickstoff und anorganischen Nährstoffen und wahrscheinlich auch kräftigere Assimilation zeigen können.

Noch auf einen Punkt sei in diesem Zusammenhang aufmerksam gemacht: Wir haben gesehen, daß die geschilderten anatomischen Veränderungen auch in den normalen Pflanzen von den unteren nach den oberen Blättern stattfinden. Nach dem Gesagten wäre also zu vermuten, daß die oberen Blätter relativ kräftiger assimilieren als die unteren. Eine Beobachtung von Wilms scheint in der Tat diese Möglichkeit wahrscheinlich zu machen: Er fand bei der Kartoffel die Transpiration, mit Kobaltpapier gemessen, stärker als bei den unteren (S. 269), worauf allerdings aus den oben angeführten Gründen kein allzu großes Gewicht gelegt werden soll, und ebenso bei ihnen mehr Stärke (S. 275). Jedoch auch hier muß beachtet werden, daß die oberen und unteren Blätter nicht unmittelbar miteinander verglichen werden dürfen, da sie zu ungleichalterig sind. Diese Frage bedarf also auch noch der Prüfung.

Entwicklungsgeschichtliche Betrachtungen.

Wenn wir bei den vorliegenden Senfkulturen festgestellt haben, daß die verminderte Wasserversorgungsmöglichkeit durch das Bodenwasser in der zur Genüge gekennzeichneten Richtung wirksam ist, so wollen wir nochmals kurz diese Veränderungen pathologisch klassifizieren. Die Reduktion der mechanischen Elemente haben wir als Inaktivitätshypoplasie gedeutet, und zwar handelt es sich dabei um eine qualitative Hypoplasie. Als quantitative Hypoplasie können wir dann weiterhin das ganze übrige Gewebe betrachten im Sinne der Auffassung von Küster, I, Seite 210, da unsere Pflanzen typische Kümmerzwerge mit abnorm kleinen Zellen vorstellen. Ich lasse dahingestellt, ob man nicht überhaupt die abnorm kleinen

Zellen dieser Trockenzwerge als Inaktivitätshypoplasie deuten könnte; es ist sehr wohl möglich, daß das zurückbleibende Membranwachstum durch die herabgesetzte Dehnung infolge der Erniedrigung der Turgorspannung verursacht wird (vgl. z. B. Jost, II, S. 306).

Andererseits läge es nahe, den vorliegenden Fall als Paravariante (Küster, S. 409) aufzufassen und in Parallele mit der Paravariante Sonnen- und Schattenblatt zu stellen, wobei die Trockenpflanze den progressiven, zum xerophilen Typus, die Feuchtpflanze den regressiven Teil, zum hygrophilen Typus, darstellen würde. Nun sind aber nach der Definition von Küster, Seite 417 die regressiven Veränderungen Hypoplasien; daraus ergibt sich also, daß wir von einer Paravarianten in unserem Fall nicht sprechen können, da wir nicht das eine Mal die Trockenpflanze, das andere Mal die Feuchtpflanze als hypoplastisch betrachten können. Ganz davon abgesehen widerspricht die Reduktion des mechanischen Gewebes bei der Trockenpflanze einer solchen Auffassung, da für den progressiven xerophilen Typus gerade das Gegenteil charakteristisch sein soll. Ein Gleiches gilt natürlich von der Auffassung als Paravariante Jugend- und Folgeform.

Wir müssen also einstweilen bei unserer Deutung der teilweisen organ-funktionellen Anpassung stehen bleiben, von welchem Gesichtspunkte aus in den vorangehenden Abschnitten die beobachteten Veränderungen zu verstehen gesucht wurden. Es ist aber schon betont worden, daß hierbei nicht immer reine Zweckmäßigkeitsbegriffe aufgestellt werden konnten. Ein solcher ist noch am ehesten in dem Unterbleiben einer starken mechanischen Gewebsbildung in den nicht so belasteten Trockenpflanzen zu erblicken. Daß dies so leicht eintreten kann, erklärt sich vielleicht daraus, daß diesem Gewebe keinerlei andere Funktionen zukommen, das Nicht-Ausbilden also nicht störend in die Ausübung einer anderen Funktion eingreifen kann. Von der Vermehrung der Leitungsbahnen auf gleicher Fläche haben wir gesehen, daß diese wohl durch eine vermehrte Inanspruchnahme in dem oben ausgeführten Sinne verständlich ist, aber als einfacher Reizvorgang, der lediglich in einer der Pflanze vorgezeichneten Entwicklungsrichtung zur Auslösung kommt, ohne Rücksicht auf die tatsächliche Mehrleistung. Weiterhin sahen wir, daß eine „zweckmäßige" Reaktion in einer Richtung zu einem Konflikt mit anderen Funktionen führen muß, wie beim Spaltöffnungsapparat die zweifellos durch erhöhte Assimilationstätigkeit erhöhte Inanspruchnahme in Hinsicht auf den Kohlenstoff- und Sauerstoffaustausch den Anforderungen der Wasserversorgung entgegenarbeiten muß, was teilweise wiederum durch besondere, die Transpiration vermindernde Einrichtungen kompensiert wird.

Es ist daraus zu ersehen, daß wir einen morphologischen Ausdruck für die veränderten äußeren Bedingungen nicht immer erwarten können. Hinzu kommt nun noch ein zweiter Punkt, dessen Bedeutung nicht unterschätzt werden darf, nämlich innere,

von entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkten aus zu beurteilende Ursachen, die in diesem Abschnitt in Hinsicht auf die vorliegende Frage besprochen werden sollen.

Sicherlich auf innere Ursachen der ontogenetischen Entwicklung zurückzuführen ist die Erscheinung, daß die Blätter mit sinkender Insertionstiefe immer mehr den Typus eines „Schattenblattes", bzw. Primärblattes, annehmen. Das ist kausal verständlich, da die Blätter mit fortschreitender Insertionshöhe immer mehr der seitlichen Beschattung durch die umgebenden Individuen entrückt werden; auch stehen die Primärblätter sicherlich bei ihrer Entwicklung unter günstigeren Wasserverhältnissen als die späteren, da die Keimung zu einem Zeitpunkt erfolgt, in dem Wasser im Überfluß vorhanden ist. Diese Eigenschaft ist erblich fixiert und in gewissem Sinne von äußeren Verhältnissen unabhängig geworden, wie ja Schramm und Nordhausen gezeigt haben. Die Merkmale sind bereits in der Knospe vorgebildet. Wir haben ja auch bei den vorliegenden Versuchen gesehen, daß sich gerade die beiden untersten Blätter der Veränderung am wenigsten zugänglich erwiesen, und daß auch bei den obersten Blättern die festgestellten Unterschiede ausgleichen, worüber man die Nervendichte in Tabelle III vergleichen möge. Es mag das ja allerdings auch teilweise daran liegen, daß diese Blätter frühzeitig altern und deshalb die Außenbedingungen nicht mehr in dem Maße einwirken können wie auf die später gebildeten. Jedenfalls zeigt sich, trotz der eintretenden Veränderungen deutlich eine Gliederung in Jugend- und Folgeform.

Hier sei denn noch eine wichtige Arbeit von Vischer über die experimentellen Bedingungen des Auftretens von Jugend- und Folgeform besprochen, deren Ergebnisse aber mit den vorliegenden nicht übereinstimmen. Beim Senf müssen wir, in Hinsicht auf den anatomischen Bau der Blätter, die Trockenpflanze als sich der Folgeform, die Feuchtpflanze als sich der Primärform nähernd betrachten. Dabei stoßen wir aber auf den, in Hinsicht auf Vischers Untersuchungen, augenfälligen Widerspruch, daß gerade bei der Folgeform der relative Aschengehalt niedriger sein soll als bei der Primärform; ich habe, wie oben dargetan, das umgekehrte gefunden. Eher würde das Verhalten der mechanischen Elemente damit in Einklang stehen. Daraus ergibt sich aber wohl, daß das Auftreten der Primär- und Folgeform nicht ausschließlich in dem von Vischer geforderten Sinne vom vermehrten oder verminderten Aschengehalt bzw. seinem Verhältnis zu den Assimilaten abhängig sein kann. Vielmehr wird anzunehmen sein, daß die primären Bedingungen verschieden sein müssen (Wasser-, Nährstoff-, Licht- usw. Verhältnisse). Wenn aber unter dem Einfluß irgend einer dieser Bedingungen die Primär- bzw. Folgeform aufgetreten ist, so muß sich das eben im allgemeinen sekundär in der von Vischer beobachteten Weise bemerkbar machen.

Der Grund hierfür ist leicht zu erkennen: Die Primärblätter sind ein Jugendstadium, und das jugendliche Pflanzenorgan ist

stets relativ reicher an Aschebestandteilen wie das ältere. So kann auch die Frage „welche Mineralstoffe eine Hauptrolle spielen" (Vischer, S. 59) mit einiger Wahrscheinlichkeit dahin beantwortet werden, daß es das Kalium ist. Hätte Vischer die Folgeform in der Jugend untersucht, so würde er vermutlich auch hier einen ebenso großen Aschegehalt gefunden haben wie bei der Primärform. (Darin liegt wohl auch der Grund, weshalb die Aschenanalysen nicht immer das Bild zeigten, das die Schlußfolgerungen voraussetzten.) Wenn dann trotzdem die Entwicklung der Pflanze eine andere Richtung eingeschlagen hat, so ist eben klar, daß ein anderer Faktor der primär entscheidende war.

Phylogenetische Gesichtspunkte müssen wir dann insofern in den Kreis unserer Betrachtung ziehen, als es sehr wohl denkbar wäre, daß unter den ungünstigen Lebensbedingungen, wie sie bei vorliegenden Versuchen hinsichtlich der Wasserversorgung herrschen, Atavismus erzeugt würde, indem die Pflanze in eine noch latent in ihr schlummernde, durch phylogenetische Gesetzmäßigkeiten festgelegte Entwicklungsrichtung gedrängt würde; wird, mit anderen Worten, die Umgestaltung, welche die Kulturpflanze — um eine solche handelt es sich ja hier — in der Kultur erfahren hat, wieder rückgängig gemacht durch die Schaffung von Bedingungen, die denen der Stammpflanze entsprechen? Wenn die Annahme, daß der weiße Senf in den Mittelmeerländern seine natürliche Heimat hatte (Hegi Bd. II, S. 205), richtig ist, so könnte diese Frage in der Tat viel an Wahrscheinlichkeit gewinnen. Gerade das Mittelmeergebiet zeichnet sich ja nach Warming (S. 265) durch Neigung zum Hervorbringen von Zwergwuchs aus. Und die hier bei der Trockenpflanze beobachteten Veränderungen, mit Ausnahme des mechanischen Gewebes, sind solche, wie sie Russel beim Vergleich von Pflanzen, die gleichzeitig in dem feuchten Seeklima von Paris und im Gebiete der Mediterranflora vorkommen, gefunden und beschrieben hat.

Man muß auch die folgende Erscheinung berücksichtigen: Bei den drei untersuchten Feuchtpflanzen zeigte sich deutlich ein sehr verschiedenes Verhalten in Hinsicht auf die mit der Insertionshöhe der Blätter eintretenden Veränderungen, indem diese bei den einzelnen Individuen, scheinbar in Übereinstimmung mit der Individuengröße, verschieden schnell und intensiv eintreten, worüber man die obigen Tabellen vergleichen möge; das gleiche gilt für die Trockenpflanzen. Es ist also schon bei den unter völlig gleichen Außenbedingungen lebenden Pflanzen eine offenbar von inneren Ursachen abhängige Variation in bezug auf die hier untersuchten Veränderungen festzustellen. Man geht wohl nicht fehl mit der Annahme, daß dies, wenigstens teilweise, als Relikt der Stammpflanze aufzufassen ist.

Der Fall läge dann also derart, daß die regressive Entwicklung, welche die Stammpflanze beim Übergang vom Wildzustand zur Kulturform angenommen hätte, ähnlich den Veränderungen, wie sie Matthaei, leider in methodisch gänzlich unzulänglicher Weise, beschrieben hat, bei der Trockenpflanze wieder aufgehoben

würde und ein der Stammpflanze ähnlicher Bau zutage träte. Potonié steht (S. 10) auf dem Standpunkt, daß „pathologische (störende) Einflüsse gern atavistische Erscheinungen im Gefolge haben"; ich möchte jedoch betonen, daß diese Verhältnisse nur andeutungsweise in Beziehung gebracht werden dürfen, da zu der apodiktischen Gewißheit, mit der Potonié diese Frage behandelt, das vorliegende Tatsachenmaterial noch allzu dürftig ist. Es trifft hier genau das zu, was Küster (S. 355) in Hinsicht auf derartige phylogenetische Deutungsversuche sagt: „Ebenso wie abnormen Organformen werden auch pathologischen Gewebestrukturen gegenüber die Verquickung der kausalen Forschung mit phylogenetischen Spekulationen und die Verwertung pathologischer Befunde zu Rückschlüssen auf die natürliche Verwandtschaft der Organismen nur mit größter Zurückhaltung gewagt werden dürfen."

Es ist dann noch darauf hinzuweisen, daß in vorliegendem Falle insofern die Bedingungen zu einem phylogenetischen Rückschlag günstig gewesen sein könnten, als die künstlich geschaffenen Verhältnisse in mancher Hinsicht den Bedingungen entsprechen dürften, unter denen die Stammpflanze gelebt hat, natürlich die tatsächlich mediterrane Herkunft derselben vorausgesetzt.

Noch auf den bereits angedeuteten Punkt sei aufmerksam gemacht: Wir sind bei der Deutung der bei der Trockenpflanze beobachteten Veränderungen davon ausgegangen, daß diese nicht als die „Norm" zu gelten hat. Hierin liegt aber eine gewisse Schwierigkeit; daß es keine tatsächliche „Norm" gibt, hebt auch Küster, S. 329 hervor. Für unseren Fall zeigt sich das sehr deutlich: Im Senf haben wir eine Kulturpflanze vor uns, die nur mehr Kulturpflanze ist. Wir wissen aber, daß solche, sich selbst überlassen, den durch menschliche Fürsorge geschaffenen günstigen Lebensbedingungen entrückt, nicht mehr ihren Habitus als Kulturpflanze aufrechterhalten können, meistens gar nicht mehr existenzfähig sind. Wir können nun eine solche Kulturpflanze gewissermaßen als hypertrophiert ansehen und gewinnen so einen neuen Gesichtspunkt, insofern als wir diese nicht mehr als die Norm ansehen können, von der aus die Veränderungen der unter ungünstigen Lebensbedingungen wachsenden Pflanze zu deuten haben. Dadurch würde die Annahme, daß wir in der Trockenpflanze teilweise eine phylogenetische Rückschlagserscheinung erblicken können, ebenfalls an Wahrscheinlichkeit gewinnen.

Dieser phylogenetische Gesichtspunkt ergibt in vorliegendem Falle sicher einiges Richtige, was in obigem Sinne mit der nötigen Reserve ausgesprochen sei. Aber sicherlich auch nur teilweise. Leider wissen wir ja nicht, wie die Stammpflanze ausgesehen hat. Es ist natürlich nicht anzunehmen — immer unter der Voraussetzung, daß sie eine echte Mediterranpflanze war —, daß sie derartig reduziertes Collenchym und Sklerenchym besessen hat, vielleicht auch nicht, daß sie eine derartig hohe Zahl von Spaltöffnungen besessen hat, wie es sich, unseren Beobachtungen zufolge, ergeben müßte. Man kann auch umgekehrt folgern: Wenn die

Stammpflanze hygrophilen Habitus besessen hätte, so würde zum mindesten die sehr vermehrte Ausbildung der Leitungsbahnen unverständlich erscheinen, nach allem was wir darüber wissen.

Es bleibt also ganz zweifellos stets ein erheblicher Rest, der sich nicht ohne weiteres durch phylogenetische Gesichtspunkte erfassen läßt. Daß dieser Rest dann nur eine tatsächliche Modifikation durch die künstlich geschaffenen Bedingungen sein kann, im Sinne von organ-funktionellen Anpassungen, ist klar, wobei jedoch immer wieder zu betonen ist, daß diese Umgestaltung lediglich im Rahmen der der Pflanze vorgezeichneten Organisation erfolgen kann, und nicht unbedingt in allem zweckentsprechend zu sein braucht.

Auch korrelative Erscheinungen können hierbei mitspielen. Betrachten wir beispielsweise die Spaltöffnungen, so ließe sich denken, daß die mehr oder weniger xerophile Stammpflanze beim Übergang zur Kulturpflanze allmählich die Zahl der Spaltöffnungen immer weiter vermehrte, da sie dann nicht mehr von unbestimmten und ungünstigen Witterungsverhältnissen abhängig war. Da die Zahl der Spaltöffnungen auch bei der normalen Pflanze spitzenwärts steigt, die Trockenpflanze aber in all ihren Blättern sich dem Bau der oberen Blätter nähert, so ergibt sich für diese eine „abnorm" große Zahl von Spaltöffnungen, die korrelativ mit übernommen werden muß. Diese Überlegung zeigt aber deutlich, daß man sich vorstellen kann, daß die Pflanze sehr wohl in gewisser Beziehung rückschlagen kann, andere Verhältnisse jedoch korrelativ mit übernehmen muß, also nicht den phylogenetischen Entwicklungsgang in einem Anlauf zurückspringen kann. Es zeigt das auch, daß es ein ziemlich aussichtsloses Bemühen wäre, etwa das „biogenetische Grundgesetz" auf die vegetativen Organe der Pflanzen ohne weiteres anwenden zu wollen.

Dieser Gesichtspunkt erklärt auch die schon öfters im Verlaufe dieser Darstellung hervorgehobene auffallende Erscheinung, daß die hier festgestellten, unter dem Einfluß abnormer Bodentrockenheit sich vollziehenden Veränderungen teilweise in schroffem Gegensatz stehen zu den anatomischen Merkmalen, die wir bei typischen, nicht sukkulenten Xerophyten zu finden gewohnt sind, was besonders in der Reduktion der mechanischen Elemente und in der Vermehrung der Spaltöffnungen zum Ausdruck kommt. Die phylogenetische Entwicklung verläuft eben ganz langsam, in welcher Tatsache ja auch die Ursache dafür liegt, daß man erst verhältnismäßig spät den Entwicklungsgedanken überhaupt ausgesprochen und anerkannt hat. Und es ist der gegenseitige Kampf der verschiedensten und in den verschiedensten Richtungen wirkenden Faktoren, als deren endgültiges Produkt der typische Xerophyt sich im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung herausgebildet hat. Diese Faktoren, unter denen zweifellos die Nährstoffarmut mancher Substrate eine hervorragende Rolle spielt, im Sinne der oben (S. 234) bereits erwähnten Feststellungen

von Pethybridge und Gerneck[1]), und ihre gegenseitige Beeinflussung sind sicherlich sehr zahlreich und kompliziert und treten zum Teil auch nicht mehr augenblicklich in Wirksamkeit, ohne daß die durch sie hervorgerufenen Umbildungen bei neutralem Einfluß auf die Lebenstätigkeit der Pflanze, wieder zu verschwinden brauchen; oder diese sind gar auf andere Funktionen eingestellt und dergestalt abgeändert bzw. weitergebildet. Kurzum, die augenblickliche und unvermittelte Wirkung eines Faktors kann sich unter solchen Umständen ganz anders bemerkbar machen als bei allmählicher Einwirkung auf Generationen[2]).

Schließlich ist hier noch darauf aufmerksam zu machen, daß der Senf eine einjährige Pflanze ist, die ihre Entwicklung sehr schnell abschließt und schon daher ganz anders reagieren kann als ein sich außerordentlich langsam entwickelnder Xerophyt. Der schnelle Entwicklungsverlauf kann zweifellos kritische sich aus der einseitigen Reaktion auf die plötzlich im Übermaß einwirkende veränderte Lebensbedingung ergebende Situationen eher verwinden als dies bei langsamer Entwicklung möglich ist. Schon daraus ergibt sich auch, daß die hier für den weißen Senf gefundenen Gesetzmäßigkeiten nicht ohne weiteres verallgemeinert werden dürfen.

Es wäre weiterhin noch interessant, zu wissen, wie sich die geschilderten Veränderungen bei dauernder, durch Generationen fortgesetzter Kultur gestalten würden; es ist zwar nicht ohne weiteres anzunehmen, daß hierdurch ein erblich fixiertes Merkmal erreicht würde, da ja nach unseren jetzigen Kenntnissen die Vererbung erworbener Anpassungsmerkmale fraglich ist. Holtermann berichtet z. B. (S. 233), daß Zwergpflanzen, die sicher seit Generationen auf trockenstem wüstenartigen Boden Ceylons wachsen, in normalen Boden ausgesät, normale Pflanzen lieferten. Weitere Angaben darüber bei Sierp (S. 58). Andererseits gibt es Beobachtungen, die das Gegenteil anzudeuten scheinen. Eine solche, die mir leider nur in einer kurzen Bemerkung in der „Naturwissenschaftlichen Wochenschrift" bekannt geworden ist, zufolge sollen Samen von Fichten, die im Gebirge kleinwüchsig bleiben, in der Ebene ausgesät, Pflanzen liefern, die merklich kleiner sind als die Tieflandfichten. Mit Recht weist jedoch Thellung an dieser Stelle darauf hin, daß lediglich eine Eigenschaft der unter anormalen Bedingungen erzeugten Samen vorliegen könne. Daß dies in der Tat der Fall sein kann, hat ja Bonnier (S. 297) an *Teucrium Scorodonia* beobachtet, die in alpinem Klima modifiziert, in der Ebene ausgesät, ihren alpinen

[1]) Ich möchte in diesem Zusammenhang auf das xerophile Gepräge vieler Hochmoorpflanzen hinweisen; daß das Hochmoor besonders nährstoffarm ist, ist bekannt. Montfort hat kürzlich die Ursache für die Xeromorphie dieser Pflanzen nicht in edaphischen, sondern in allgemeinen klimatischen Ursachen gesucht. Vermutlich dürfte aber auch die Nährstoffarmut eine gewisse Berücksichtigung beanspruchen. Auch das gleichzeitige Vorkommen xeromorpher Hochmoorpflanzen auf nährstoffarmen Mineralböden (Buntsandstein usw.) dürfte von diesem Gesichtspunkte aus verständlich erscheinen.

[2]) Man vergleiche noch die von Herrmann erörterten Gesichtspunkte.

Charakter zwar erst noch etwas beibehielt, nach wenigen Generationen aber wieder verlor.

Auch gibt es ja einen erblichen Zwergwuchs. Aber das sind Fragen, die zum Teil sicher nicht in das hier behandelte Gebiet gehören, sondern ganz anderen Gesetzen der Formenentstehung unterworfen sein mögen. Wie sich der weiße Senf bei Prüfung dieser Fragen verhält, vor allem also, ob lediglich Organisationsmerkmale oder eine Modifikation der unter besonderen Bedingungen erzeugten Samen für das Auftreten der sich dem Bau der Trockenpflanze nähernden Form, die wie oben gezeigt wurde, auch unter normalen und gleichen Verhältnissen mehr oder weniger zum Vorschein kommt, entscheidend sind, damit werde ich mich weiterhin noch beschäftigen.

Zusammenfassung.

Die sich aus vorliegenden Untersuchungen ergebenden Gesichtspunkte lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. Innerhalb der Laubblattregion der oberirdischen Achse von *Sinapis alba* L. gibt sich, von den unteren Blättern nach oben fortschreitend, eine allmähliche Veränderung gewisser anatomischer Merkmale in den Blättern zu erkennen, entsprechend den Unterschieden zwischen Jugend- und Folgeform. Diese Veränderungen sind, soweit sie untersucht wurden: Verdichtung der Blattnervatur, Zunahme der Spaltöffnungen, besonders auf der Blattoberseite, abnehmende Wellung der Seitenwände der Epidermiszellen, abnehmende Größe der Epidermiszellen, Abnahme der Blattdicke, Abnahme der Größe der Pallisaden, besonders in der Breite.

2. Alle diese normalerweise eintretenden Veränderungen stellen sich, verbunden mit Verzwergung der Individuen, bei extremer Bodentrockenheit, aber sonst reichlicher Ernährung, früher und intensiver ein als bei Kultur in feuchtem Boden (Komposterde als Bodenmaterial); hinzu kommt eine allgemeine relative Zunahme der Wasserleitungsbahnen und eine Reduktion in der Größe aller Zellen, ferner das Auftreten eigenartiger verkalkter und verschleimter Spaltöffnungen.

3. Als weiteres Kennzeichen dieser Trockenpflanzen wurde eine erhebliche Reduktion der mechanischen kollenchymatischen und besonders der verholzten, nicht wasserleitenden mechanischen Elemente festgestellt. Diese konnte nicht anders gedeutet werden wie als Inaktivitätshypoplasie. Hierdurch wird eine Abnahme der Rohfaser bei Trockenkultur verursacht.

4. Die Zunahme der wasserleitenden Elemente bei den Trockenpflanzen wird durch die erhöhte Inanspruchnahme erklärt. Da aber die relative Transpiration der Trockenpflanzen nicht größer ist als die der Feuchtpflanzen, so kann diese erhöhte Inanspruchnahme nur in der infolge der schwierigen Wasser-

versorgung der einzelnen Leitungsbahnen eintretenden gegenseitigen Beeinflussung derselben — zweckloser Reizvorgang — gesucht werden.

5. Reduktion der verholzten mechanischen und Zunahme der verholzten wasserleitenden Elemente in den Trockenpflanzen kompensieren sich ungefähr, so daß in der Rohfaser bei beiden der gleiche Anteil an den die Verholzung bedingenden Stoffen gefunden wurde.

6. Die im Boden mit leicht löslichen Nährstoffen wachsenden Trockenpflanzen sind im Vergleich zu den Feuchtpflanzen wesentlich besser ernährt. Die Zunahme der Spaltöffnungen bei ersteren muß auch von diesem Gesichtspunkte aus bewertet werden, hinsichtlich des CO^2- und O^2-Austausches, nicht lediglich von dem der Transpiration aus.

7. Die Trockenpflanze zeigt, was die anatomischen Merkmale betrifft, manche Übereinstimmung mit der Sonnenpflanze. Dies gilt auch für die bei beiden erhöhte Assimilation. Licht und Trockenheit müssen aber schärfer auseinandergehalten werden; es ist meist nicht ohne weiteres festzustellen, welcher dieser beiden Faktoren bei der Sonnenpflanze der bestimmende ist.

8. Für die Ausbildung der Trockenpflanzen kommen jedenfalls auch phylogenetische Gesichtspunkte in Betracht, im Sinne eines Rückschlages unter den ungünstigen Wasserverhältnissen; die vermutlich mediterrane Herkunft von *Sinapis alba* L. spricht für diese Auffassung, wenn das auch mit Vorsicht ausgesprochen sei.

9. Der eigentümliche, besonders in der Reduktion der verholzten und nicht verholzten mechanischen Elemente hervortretende Unterschied der experimentell erzielten Trockenpflanzen von den typischen, nicht sukkulenten Xerophyten muß in der langsamen phylogenetischen Entwicklung dieser und den mannigfaltigen korrelativen Einflüssen während dieser Entwicklungszeit gesucht werden.

10. Verdichtung der Blattnervatur und Zunahme der Leitungsbahnen, Zunahme der Spaltöffnungen, Reduktion der verholzten mechanischen Elemente konnte in demselben Sinne wie bei *Sinapis alba* L. auch bei *Hedera Helix* L. von trockenem bzw. feuchtem Standort nachgewiesen werden.

11. Für die richtige Beurteilung der ausgeführten Messungen konnte erfolgreich die in der landwirtschaftlichen Wissenschaft übliche Wahrscheinlichkeitsrechnung in Anwendung gebracht werden.

Agrikulturchemisches und Bakteriologisches
Institut der Universität Breslau.

Literaturnachweis.

Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. 2. Teil. Leipzig (W. Engelmann) 1904.

Bonnier, G., Recherches expérimentales sur l'adaption des plantes au climat alpin. (Annal. d. sciences nat. Botan. Sér. VII. T. XX. 1895. p. 217.)

Bott, F., Über den Bau der Schlehkrüppel. (Verhandl. physik.-mediz. Ges. Würzburg. N. F. XXXVI. 1904. S. 247.)

Cannon, W. A., On the water-conducting systems of some desert plants. (The botanical Gazette. XXXIX. 1905. p. 397.)

Czuber, E., Die Anwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung auf Fragen der Landwirtschaft. (Zeitschr. f. d. landwirtschaftl. Versuchsw. i. Österreich. XXI. 1918. S. 1.)

Diels, L., Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Berlin (Gebr. Bornträger) 1906.

Drude, O., Licht- und Wärmestrahlung als ökologische Standortsfaktoren. (Flora. N. F. XI/XII. Festschrift f. E. Stahl. 1918. S. 227.)

Dufour, L., Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. (Annal. d. sciences nat. Botan. Sér. VII. T. V. 1887. p. 311.)

Flaskämpfer, P., Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gefäß- und Sklerenchymbildung von äußeren Faktoren usw. (Flora. N. F. I. 1910. S. 181.)

Gauchery, P., Recherches sur le nanisme végétal. (Annal. d. sciences nat. Botan. Sér. VIII. T. IX. 1899. p. 61.)

Gaulhofer, K., Über die anatomische Eignung der Sonnen- und Schattenblätter zur Lichtperzeption. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. XXVIa. 1908. S. 484.)

Gerneck, R., Über die Bedeutung anorganischer Salze für die Entwicklung und den Bau der höheren Pflanzen. [Inaug. Diss.] Göttingen (W. Fr. Kaestner) 1902.

Gerresheim, E., Über den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dicotyledonen. (Bibliotheca Botanica. Heft 81. 1913.)

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. 1. Teil: Allgemeine Organographie. 2. Aufl. Jena (G. Fischer) 1913.

Graebner, P., Studien über die norddeutsche Heide. (Englers Botan. Jahrb. XX. 1895. S. 500.)

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 4. und 5. Aufl. Leipzig (W. Engelmann) 1909 und 1918.

— Fr., Versuche über die Tragfähigkeit und Elastizität der Bastbänder gerösteter Hanfpflanzen. (Forsch. a. d. Gebiete d. Agrikulturphysik, herausgeg. v. Wollny. I. 1878. S. 415.)

Haselhoff, E., Versuche über die Beziehungen zwischen Bodenfeuchtigkeit, Pflanzenentwicklung und Nährstoffaufnahme. (Die landwirtsch. Versuchsst. LXXXIX. 1917. S. 1.)

Hegi, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München (J. F. Lehmann).

Hellriegel, H., Beiträge zu den naturwissenschaftlichen Grundlagen des Ackerbaues usw. Braunschweig (F. Vieweg) 1883.

Herrmann, W., Über das phylogenetische Alter des mechanischen Gewebesystems bei Setaria. (Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. X. 1911. S. 1.)

Heuser, W., Untersuchungen über den anatomischen Bau des Weizenblattes je nach der Höhe seines Standortes am Halme und unter dem Einfluß äußerer Bedingungen. (Kühn-Archiv. VI. 1915. S. 391.)

Holtermann, C., Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig (W. Engelmann) 1907.

Jost, L., Über die Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Gefäßbildung in der Pflanze. (Botan. Zeitg. LI. 1893. S. 89.)

— Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Jena (G. Fischer) 1908.

Kohl, G., Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig (H. Bruhn) 1886.

Kolkunoff, W., Zur Frage der Züchtung Trockenheit liebender Pflanzen. (Mitteil. d. Polytechn. zu Kiew. 1905. Zitiert nach Heuser.)

König, J., Die Untersuchung landwirtschaftlich und gewerblich wichtiger Stoffe. 4. Aufl. Berlin (P. Parey) 1911.

Krauß, G., Über den Nanismus der Würzburger Wellenkalkpflanzen. (Verhandl. physik.-mediz. Ges. Würzburg. N. F. XXXVIII. 1906. S. 103.)

Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie. 1. und 2. Aufl. Jena (G. Fischer) 1903 und 1916.

— Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. Jena (G. Fischer) 1913.

Lamarlière, Géneau de, Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. (Revue générale de botanique. IV. 1892. p. 481 und 529.)

Langer, L. und Tollens, B., Untersuchungen über die Nährstoffaufnahme der Haferpflanze bei verschiedenem Wassergehalt des Bodens. (Journal f. Landwirtsch. IL. 1901. S. 209.)

Leiningen, Graf zu, Licht- und Schattenblätter der Buche. (Naturwissenschaftl. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. III. 1905. S. 207.)

Lippold, E., Anpassung der Zwergpflanzen des Würzburger Wellenkalkes nach Blattgröße und Spaltöffnungen. (Verhandl. physikal.-mediz. Ges. Würzburg. N. F. XXXVI. 1904. S. 337.)

Lothelier, M. A., Recherches sur les plantes à piquants. (Revue génér. de Botanique. V. 1893. p. 480 und 518.)

Matthaei, E., Über morphologische und anatomische Veränderungen der Pflanzen im Garten. [Inaug. Diss.] Würzburg (Universitätsbuchdruckerei H. Stürtz) 1912.

Mayer, Ad., Über den Einfluß kleinerer oder größerer Mengen von Wasser auf die Entwicklung einiger Kulturpflanzen. (Journal f. Landwirtsch. XXXXVI. 1898. S. 167.)

Mer, Observations sur la répartition des stomates. (Bull. de la soc. botan. de France. T. XXXIII. 1886.)

Meyer, K., Über den Einfluß verschieden hohen Wassergehaltes des Bodens in den einzelnen Vegetationsstadien bei verschiedener N-Düngung auf die Entwicklung des Göttinger begrannten Square-head-Winterweizens. (Journal f. Landwirtsch. LVII. 1909. S. 351.)

Meyer, F. J., Bau und Ontogenie des Wasserleitungssystems der vegetativen Organe von Viola tricolor var. arvensis. [Inaug. Diss.] Marburg (J. Hamel) 1915.

Mitscherlich, A., Eine Entgegnung betreffend die Verarbeitung der Resultate der Vegetationsversuche. (Die landwirtschaftl. Versuchsstationen. LXIII. 1906. S. 135.)

Moeller, H., Beiträge zur Kenntnis der Verzwergung (Nanismus). (Landwirtschaftl. Jahrb. XIII. 1884. S. 167.)

Molisch, H., Mikrochemie der Pflanze. Jena (G. Fischer) 1913.

— Beiträge zur Mikrochemie der Pflanze. Nr. 4: Über organische Kalkkugeln und über Kieselkörper bei Capparis. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. XXXIV. 1916. S. 154.)

— Beiträge zur Mikrochemie der Pflanze. Nr. 6: Über den Nachweis von Kalk mit Kalilauge oder einem Gemisch von Kalilauge und kohlensaurem Kali. (Ebenda S. 357.)

Montemartini, L., Recherche anatomo-fisiologische sopra la vie aquifere delle plante. (Atti dell' Istituto botanico dell' Universita die Pavia. Ser. II. Vol. XV. 1912. p. 109.)

Monteverde, N. A. I., Über Krystallablagerungen bei den Marrattiaceen. [Original russisch! Zitiert nach Molisch I, S. 51 und Tunmann, S. 75.]

Montfort, C., Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzung der physiologischen Trockenheit der Hochmoore. (Zeitschr. f. Botanik. X. 1918. S. 257.)

Müller, A., Die Assimilationsgröße bei Zucker- und Stärkeblättern. (Jahrb. f. wissenschaftl. Botan. XXXX. 1904. S. 443.)

Neese, P., Zur Kenntnis der Struktur der Niederblätter und Hochblätter einheimischer Holzpflanzen. (Flora. N. F. IX. 1916. S. 144.)

Neubert, L., Geotrophismus und Kamptotrophismus bei Blattstielen. (Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. X. 1911. S. 299.)

Nordhausen, M., Über Sonnen- und Schattenblätter. 2. Mitteil. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. XXX. 1912. S. 483.)

Oger, Étude expérimentale de l'action de l'humidité du sol sur la structure de la tige et des feuilles. (Comptes rendues de l'Académ. d. Sc. Paris. CXV. 1892. p. 525.)

Ohlmer, W., Über den Einfluß der Düngung und der Bodenfeuchtigkeit bei gleichem Standraum auf die Anlage und Ausbildung der Kolbenform beim Göttinger begrannten Suare-head-Winterweizen. (Journal f. Landwirtsch. LVI. 1907. S. 153.)

Pethybridge, G. H., Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung der anorganischen Salze auf die Entwicklung und den Bau der Pflanzen. [Inaug. Diss.] Göttingen (W. Fr. Kaestner) 1899.

Pfeiffer, Th., Der Vegetationsversuch. Berlin (P. Parey) 1918.

— Blanck, E., und Friske, K., Der Einfluß verschiedener Vegetationsfaktoren, namentlich des Wassers, auf die Erzielung von Maximalerträgen in Vegetationsgefäßen. (Die landwirtschaftl. Versuchsstationen. LXXXII. 1913. S. 235.)

— Blanck, E., und Flügel, M., Wasser und Licht als Vegetationsfaktoren und ihre Beziehungen zum Gesetz vom Minimum. (Die landwirtschaftl. Versuchsstationen. LXXVI. 1912. S. 169.)

Potonié, H., Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Lichte der Palaeontologie. Jena (G. Fischer) 1912.

Preul, F., Untersuchungen über den Einfluß verschieden hohen Wassergehaltes des Bodens in den einzelnen Vegetationsstadien bei verschiedenem Bodenreichtum auf die Entwicklung der Sommerweizenpflanze. (Journal f. Landwirtsch. LVI. 1908. S. 229.)

Rippel, A., Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Wasserbahnen der Dicotylenlaubblätter mit besonderer Berücksichtigung der handnervigen Blätter. (Bibliotheca Botanica. Heft 82. 1913.)
— Über die Ausbildung der Endodermis in oberirdischen Organen, besonders im Laubblatt. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. XXXIII. 1915. S. 198.)
— Beitrag zur Kenntnis des Verhaltens der Anhebestandteile und des Stickstoffs im herbstlich vergilbenden Laubblatt. (Jahresber. d. Vereinig. f. angewandte Botanik. XVI. 1918. S. 123.)
Rodewald, H., Über die Fehler der Keimprüfungen. (Die landwirtschaftl. Versuchsstationen. XXXVI. 1889. S. 105 und 215.)
Russel, W., Influence du climat mediterranéen sur la structure des plantes communes en France. (Annal. d. sciences natur. Botan. Sér. VIII. T. 1. 1895. p. 323.)
Sauerbrei, F., Leitbündelverbindungen im krautigen Dicotylenstengel. (Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. LIII. 1914—15. S. 189.)
Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena (G. Fischer) 1908.
Schramm, R., Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. (Flora. CIV. 1912. S. 225.)
Schuster, W., Die Blattaderung des Dicotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. XXVI. Festschr. 1908. S. 194.)
v. Seelhorst, C., Die Bedeutung des Wassers im Leben der Kulturpflanzen. (Journal f. Landwirtsch. LIX. 1911. S. 259.) [Dort ausführliche Literatur über die vom Verfasser und seinen Schülern ausgeführten Untersuchungen.]
Sierp, H., Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellengröße, mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. (Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Botan. LIII. 1914. S. 55.)
Simon, S., Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe von Holzgewächsen. (Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Botan. XXXXV. 1907. S. 351.)
Snell, K., Die Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Ausbildung von verholzten Elementen im Epicotyl von Phaseolus multiflorus. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. XXIX. 1911. S. 461.)
Solereder, H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart (I. F. Enke) 1899. und II. Ergänzungsband. Ebenda. 1908.
Sorauer, P., Einfluß der Wasserzufuhr auf die Ausbildung der Gerstenpflanze. (Botan. Zeitg. XXXI. 1873. S. 145.)
Stahl, E., Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. (Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. XVI. N. F. IX. 1883. S. 1.)
— Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. (Botan. Zeitg. LII. 1894. S. 117.)
Swart, N., Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern. Jena (G. Fischer) 1914.
Thellung. (Naturwissenschaftl. Wochenschr. N. F. XVI. 1917. S. 696.)
Tunmann, O., Pflanzenmikrochemie. Berlin (Gebr. Bornträger) 1913.
Vesque, M. J., et Viet, M. Ch., De l'influence du milieu sur la structure anatomique des vegétaux. (Annal. d. sciences natur. Botan. Sér. VI. T. XII. 1881. S. 167.)

Vischer, W., Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeform xerophiler Pflanzen. (Flora. N. F. VIII. 1915. S. 1.)

Vöchting, H., Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. II. Die Polarität der Gewächse. Tübingen (H. Laupp) 1918.

Volkens, G., Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. (Jahrb. Berliner botan. Gartens. III. 1884. S. 1.)

Warmboldt, H., Zur Kenntnis der Wirkung starker Düngesalzgaben auf die Entwicklung und den Bau der Pflanzen. (Landwirtschaftl. Jahrb. IL. 1916. S. 215.)

Warming, E., und Graebner, P., Eug. Warmings Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. Berlin (Gebr. Bornträger) 1918.

Wildt, W., Über die experimentelle Erzeugung von Festigungselementen in Wurzeln und deren Ausbildung in verschiedenen Nährböden. [Inaug. Diss.] Bonn (Seb. Foppen) 1906.

Wilms, J., Einfluß des Wassergehalts und Nährstoffreichtums des Bodens auf die Lebenstätigkeit der Kartoffelpflanze. (Journal f. Landwirtsch. XXXXVII. 1899. S. 251.)

Wilms, J., und v. Seelhorst, C., Beitrag zur Lösung der Frage, ob der Wassergehalt des Bodens die Zusammensetzung der Pflanzentrockensubstanz an N und Aschen beeinflußt. (Journal f. Landwirtsch. XXXXVI. 1898. S. 413.)

Winkler, H., Über die Umwandlung des Blattstiels zum Stengel. (Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Botan. XXXXV. 1907. S. 1.)

Yapp, R. H., Spiraea Ulmaria L., and its bearing on the problem of xeromorphie in marsh plants. (Annals of botany. XXVI. 1912. p. 815.)

v. Zalenski, W., Über die Ausbildung der Nervation bei verschiedenen Pflanzen. (Berichte d. Deutsch. botan. Ges. XX. 1912. S. 433.)

Tafelerklärung.

Fig. 1: Querschnittsbild durch die Achse zwischen dem 2. und 3. Blatt von unten, in der Mitte des Internodiums. Mikrophotographie. Trockenpflanze 3. Pflanze eben die erste Blüte entfaltet. Verholzte Elemente durch Phlorogluzin-Salzsäure gefärbt; vergr. etwa 35.

Fig. 2: Wie Fig. 1, aber Feuchtpflanze 3; vergr. ebenso.

Fig. 3: Wie Fig. 1, aber Pflanze kurz vor der Samenreife.

Fig. 4: Wie Fig. 2, aber Pflanze kurz vor der Samenreife.

Beitrag zur Kenntnis der bakteriziden Eigenschaften der frischermolkenen Kuhmilch.

(Aus dem Landwirtschaftlich-bakteriologischen Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich. Vorstand: Prof. Dr. M. Düggeli.)

Von

Walter Meier, Assistent,
aus Regensdorf (Zürich).

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 263

1 Versuche über die bakteriziden Eigenschaften von frischer, auf gewöhnliche Art und Weise, doch recht reinlich ermolkener Milch 265

a) Untersuchungstechnik 265
b) Versuche mit der Milch eines Individuums 266
c) Versuche mit der Milch verschiedener Individuen 269
d) Versuche über den Einfluß verschiedener Aufbewahrungstemperaturen auf die bakterizide Wirkung der Milch 272
aa) Allgemeines 272
bb) Versuche bei 14° C 273
cc) Versuche bei 18—20° C 276
dd) Versuche bei 30 und 37° C 277
ee) Versuche, bei denen die Milch in Parallelproben gleichzeitig bei 14, 20, 30 und 37° C aufgestellt wurde 284
ff) Zusammenfassung der Versuchsergebnisse 287

2. Versuche über die bakteriziden Eigenschaften von tunlichst reinlich (aseptisch) gewonnener Milch 288

a) Allgemeines 288
b) Untersuchungstechnik 289
c) Versuchsergebnisse bei der Gesamtmilch einer Kuh, aufgestellt bei 13, 30 und 37° C 289
d) Versuchsergebnisse bei den einzelnen Gemelkfraktionen, aufgestellt bei 16—18° C 292
e) Zusammenfassung der Versuchsergebnisse 300

3. Spezielle Untersuchungen für die Feststellung bakterizider Eigenschaften der frischen Kuhmilch 305
a) Versuch, betreffend den Einfluß tiefer Temperaturen 305
b) Versuch, betreffend den Einfluß einer Temperatur von 20° C . . 312
c) Versuche, bei welchen einer aseptisch gewonnenen und einer sterilisierten Milch bestimmte Quantitäten einer 15 Stunden alten Milch zugesetzt werden. (Versuchstemperaturen: 14, 20, 30 und 37° C) 317
d) Versuche, bei welchen einer aseptisch gewonnenen Milch, teilweise in Parallele mit sterilisierter Milch, verschiedene Quantitäten einer Emulsion von Kuhkot eingeimpft werden 323
e) Versuche, bei welchen einer Aufschwemmung von Bact. prodigiosum Ehrbg. in steriler Milch verschiedene Mengen einer frischen, aseptisch gewonnenen Milch zugesetzt werden 326
f) Versuche, bei denen frische, aseptisch gewonnene, sowie pasteurisierte und sterilisierte Milch mit bestimmten Mengen einer 15 Stunden alten Milch geimpft und nachher in je einer Probe bei 14, 20, 30 und 37° C auf die Veränderung ihres Bakteriengehaltes geprüft wurden 329
4. Veränderungen in der qualitativen Zusammensetzung der Spaltpilzflora im Verlaufe der bakteriziden Phase der Milch 333
5. Die Beeinflußbarkeit der Versuchsresultate hinsichtlich bakterizider Eigenschaften der frischermolkenen Kuhmilch 338
a) Der Einfluß des Alters der zur Versuchsanstellung verwendeten Milch 338
b) Der Einfluß des Schüttelns der Milchproben vor deren Verarbeitung auf Agarplatten 339
c) Der Einfluß der Bebrütungsdauer der Agarplatten 341
d) Der Einfluß der Versuchstemperatur 342
6. Die Ursachen der bakteriziden Eigenschaften der frischermolkenen Kuhmilch 344
Schlußsätze 347
Literatur 352

Einleitung.

Bei der raschen Entwicklung der bakteriologischen Wissenschaft im Verlaufe der letzten Dezennien war es nicht zu verwundern, wenn die Milch, dieses wichtige und in chemischer Beziehung so äußerst interessant befundene Drüsensekret, in zahlreichen Fällen auch zur biologischen Untersuchung Veranlassung gab. Hierbei konnte festgestellt werden, daß dieses Nahrungsmittel nicht einfach als totes Gebilde aufzufassen ist, sondern daß sich in ihm höchst wichtige Lebensprozesse abspielen.

In der Regel bewohnt eine Unmenge kleiner Lebewesen, unter denen die Bakterien die Hauptrolle spielen, die Milch, und diese sind es, die durch ihre Tätigkeit die verschiedensten Veränderungen in diesem wichtigen Lebensmittel herbeizuführen imstande sind. Eine ganze Reihe von Forschern hat in größeren und kleineren Arbeiten die Tätigkeit dieser Mikroorganismen und ihren Einfluß auf die Milch studiert, und sie sind hierbei zu dem nicht ohne weiteres zu erwartenden Resultate gekommen, daß der Großteil der wichtigen Umsetzungen, die die Milch nach Verlassen des Euters in jedem Fall erleidet, auf die Tätigkeit dieser Spaltpilze zurückzuführen sei.

Von den vielen Beobachtungen, die im Laufe der Jahre über die Mikroflora der Milch gemacht worden sind, beziehen sich eine große Zahl auf die Feststellung der Keimmengen und seltener der Keimarten der in den Städten zum Verkauf gelangenden Konsummilch. Teilweise sehr eingehende Untersuchungen wurden auch den verschiedenen, durch Bakterien bedingten Milchfehlern zuteil. Andere Arbeiten wiederum befaßten sich mit der Feststellung der Mikroflora der Milch des Menschen, des Pferdes, der Ziege, des Schweines usw.

Relativ spärlich und nur in wenigen Fällen eingehend behandelt sind jene Vorgänge, die unter dem Namen „Bakterizidie der Milch“ oder „bakterizide Phase der Milch“ in der Literatur bekannt sind. Es betrifft dies die Veränderungen im Keimgehalt der Milch — sowohl hinsichtlich der Zahl, wie auch der Art der

vorkommenden Spaltpilze — vom Zeitpunkt des Melkaktes hinweg bis zur kräftig einsetzenden Vermehrungstätigkeit der Bakterien. So wichtig die Kenntnis dieser Vorgänge ist, so lassen doch die bisherigen Forschungen hier noch manche Lücke offen. Zweck der vorliegenden Arbeit ist es, weitere Aufklärung über das Wesen dieser interessanten Erscheinung zu bringen.

Die einschlägige Literatur (bis 1909) ist bei Löhnis (16) in übersichtlicher Art und Weise referiert; die seit 1909 erschienenen diesbezüglichen Arbeiten werden unter dem Titel „Fortschritte der landwirtschaftlichen Bakteriologie" von dem eben genannten Autor in der „Zeitschrift für Gärungsphysiologie" in Form von Sammelreferaten publiziert. Weitere Literaturangaben macht u. a. auch Bub (3) in seiner Arbeit über die bakteriziden Eigenschaften der Kolostralmilch. Wir erachten es als überflüssig, die gesamte Literatur nochmals hier aufzuführen, behalten uns aber vor, bei Behandlung der einzelnen Kapitel auf die bereits vorhandenen Literaturangaben zu verweisen und, wenn nötig, näher einzutreten.

Wie schon betont, sind über das Thema: „Bakterizide Eigenschaften der frischen Kuhmilch" eine ganze Reihe von Untersuchungen gemacht worden, welche aber in ihren Ergebnissen des öftern voneinander abweichen. Der eine Forscher konnte auf Grund seiner Versuchsresultate die Frage nach dem Vorhandensein bakterizider Eigenschaften der frischen Kuhmilch bejahen, ein anderer hingegen kam zu gegenteiliger Ansicht. Wenn auch gesagt werden muß, daß viele der in der Literatur vorhandenen Angaben nur gelegentlich erhaltene Prüfungsresultate darstellen, denen oft die nötige Gründlichkeit fehlt, so muß anderseits auch darauf hingewiesen werden, daß es in der Natur der Sache liegt, wenn die Resultate, an den verschiedensten Orten des Erdballs gewonnen, verschieden sein können. Tierrasse, Art der Tierhaltung (Stallhaltung, Weidegang, Tiefstall usw.), Art der Fütterung (Heu- oder Grasfütterung, Verabreichung von Rückständen der Zuckerfabrikation usw.), Gewinnungsweise der Milch (Hand- und Maschinenmelken, gewöhnlicher Melker oder andere Personen usw.), Verschiedenheit der Melkgefäße (aus Holz oder aus Metall), abweichende Behandlung der Milch nach dem Melken, Verschiedenheit der Versuchsanstellung (z. B. Schütteln oder Nichtschütteln der Milchproben vor der Verarbeitung auf künstliche Nährböden) usw.; alles das sind Faktoren, die unter Umständen von sehr großem Einfluß sein können auf das jeweilige Versuchsresultat. Wissenschaftlich unanfechtbare Vergleiche ließen sich eigentlich nur machen, wenn eine größere Zahl der vorgenannten Einflußmöglichkeiten ausgeschaltet werden könnten. Da dies jedoch nur sehr selten eintreten dürfte, so liegt mehr oder weniger die Notwendigkeit vor, für die spezifischen Verhältnisse der einzelnen Fälle die Probe auf das Exempel zu machen.

Es würde zu weit führen, wenn wir alle jene Versuche, die wir hinsichtlich der Feststellung bakterizider Kräfte in der frischen Kuhmilch durchgeführt haben, hier näher erörtern wollten. Wir

beschränken uns deshalb darauf, in den nachfolgenden Kapiteln nur die typischsten, Mittelwerte darstellenden Untersuchungsresultate eingehend zu beleuchten.

1. Versuche über die bakteriziden Eigenschaften von frischer, auf gewöhnliche Art und Weise, doch recht reinlich ermolkener Milch.

a) Untersuchungstechnik.

Wiewohl wir uns der Wichtigkeit bewußt sind, die das Verarbeiten einer frischen Milch auf verschiedene Nährböden, z. B. auf Gelatine- und Agarplatten sowie auf Agar hohe Schicht-Kultur (nach Burri) hinsichtlich einer zuverlässigen Bestimmung von Zahl und Art der vorkommenden kultivierbaren Bakterien hat, verwendeten wir für unsere Versuche doch nur ein Nährsubstrat, nämlich den von uns in einer früheren Arbeit als zweckmäßig befundenen gemischten Zuckeragar, und zwar nur für das Anlegen von Plattenkulturen[1]). Rein technische Gründe ließen es wünschbar erscheinen, von der Verwendung verschiedener Nährböden abzusehen. Sämtliche in der vorliegenden Arbeit angeführten Resultate beziehen sich deshalb auf die durch Plattenkultur mittels gemischtem Zuckeragar festgestellten Untersuchungsergebnisse. Die Platten wurden 10 Tage bei 30° C bebrütet und dann untersucht. In vereinzelten Fällen haben wir die hohe Schichtkultur mittels gemischtem Zuckeragar zur Komplettierung der Befunde auf Agarplatten herangezogen, doch bilden solche Versuche die Ausnahme.

Was die zu den Versuchen herangezogene Milch anbetrifft, so ist zu bemerken, daß sämtliche Proben dem landwirtschaftlichen Betriebe M. in U. entstammen. Persönlich von uns entnommen, wurden sie gleich an Ort und Stelle verarbeitet, sodann ins Laboratorium verbracht und dort der weiteren Versuchsanstellung unterworfen. In den meisten Fällen handelt es sich um die Einzelmilch einer bestimmten Kuh, die dem stets gut gereinigten Melkkessel sofort nach beendigtem Melken entnommen wurde; vereinzelt kam aber auch eine Mischmilch von 6 Kühen zur Verwendung, die dem reinen Sammelgefäß entstammte. Ein großer Teil der verwendeten Milchproben wurde gewonnen, ohne speziell aseptische Gewinnungsmaßnahmen in Anwendung zu bringen, doch konnte die Gewinnung der Milch eine recht reinliche genannt werden (speziell zu erwähnen sind: Waschen der Hände des Melkers und gründliches Reinigen des Melkkessels mit heißem Sodawasser, nebst nachherigem Ausspülen mit gutem Brunnenwasser). Die Qualität der auf diese Weise gewonnenen Milch entsprach vollauf den Anforderungen, die an eine hygienisch

[1]) Vgl. Meier, W., Untersuchungen über zweckmäßige Kultivierungsmethoden für die Bakterien der frischermolkenen Kuhmilch. (Centralbl f. Bakt., Abt. II, Bd. 48. Jena 1918, S. 433—459.)

einwandfreie Marktmilch gestellt werden dürfen.[1]) Bezüglich des Gießens von Platten und der Verarbeitung der Milch überhaupt, wäre noch anzuführen, daß wir die Proben vorerst während 5 Minuten kräftig durchschüttelten, aus Gründen, die wir in einer früheren Arbeit l. c. auseinandergesetzt haben. Weitere Einzelheiten hinsichtlich der Versuchsanstellung werden, sofern sie von Wichtigkeit sind, bei den einzelnen Versuchen selbst angeführt. Da, wo nichts besonderes vermerkt ist, wurden die Versuche bei Zimmertemperatur (18—20° C) durchgeführt.

b) Versuche mit der Milch eines Individuums.

Der Zweck vorliegender Versuche soll vor allem der sein, die Frage zu beantworten, ob überhaupt in frischer, reinlich gewonnener Kuhmilch ein Rückgang der Keimzahl oder doch wenigstens eine Wachstumshemmung der Bakterien stattfinde oder nicht, da diesbezüglich die einzelnen Forscher, wie ein auch nur flüchtiges Durchgehen der Literatur lehrt, zu sehr verschiedenen Resultaten kamen. Um Zufälligkeiten, wie sie bei einer einzigen Versuchsanstellung leicht eintreten könnten, zu vermeiden, wurde die Milch des nämlichen Tieres zweimal unter äußerlich gleichen Bedingungen bakteriologisch geprüft. Ein erstes Mal gelangten 2 Milchproben von Kuh „Schäfli", zeitlich durch einen Zwischenraum von 7 Tagen voneinander entfernt, zur Verarbeitung. Ein zweiter, gleichartiger Versuch hatte 2 Gemelkproben der Kuh „Waldi" zum Ausgangsmaterial.

Die Untersuchung der Milch von Kuh „Schäfli" ergab die in nachfolgender Tabelle 1 festgelegten Resultate.

Tabelle 1.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch		Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl			
			Probe I		Probe II	
	Probe I	Probe II	absolut	in %	absolut	in %
Sofort nach dem Melken . . .	34 000	35 000	—	—	—	
Nach 4 Stunden	14 000	10 500	— 20 000	— 58,9	— 24 000	— 70
„ 7 „	33 000	5 000	— 1 000	— 3,0	— 30 000	— 85,7
„ 12 „	37 000	40 000	+ 3 000	+ 8,8	+ 5 000	+ 14,3
„ 15 „	12 000	234 000	— 22 000	— 64,7	+ 199 000	+ 568,6
„ 18 „	120 000	1 150 000	+ 86 000	+ 253	+ 1 115 000	+ 3 185,7
„ 21 „	13 000 000	5 300 000	+ 12 966 000	+ 38 135	+ 5 265 000	+ 15 042,8
„ 25 „	74 000 000	32 000 000	+ 73 966 000	+ 217 547	+ 31 965 000	+ 91 328,5
„ 27 „	132 000 000	35 000 000	+ 131 966 000	+ 388 135	+ 34 965 000	+ 99 900

[1]) Untersuchungen, die in hiesigem Laboratorium durch M. Düggeli über die Mikroflora von Handelsmilch verschiedener Herkunft in der Stadt Zürich nach Zahl und Art der darin vorkommenden Spaltpilze (siehe Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 45, 1916. S. 433—531) durchgeführt wurden, ergaben, daß die Milch, die unter gleichen Verhältnissen dem genannten Betriebe M. in U. entstammte, eine gute bis vorzügliche bakteriologische Beschaffenheit aufwies. (5.)

Bemerkungen zu vorstehender Tabelle 1.

Der Vergleich der sofort nach dem Melken festgestellten Keimzahlen ergibt für beide Milchproben annähernd gleich große Werte. Der Bakteriengehalt ist ein recht mäßiger und läßt bezüglich der bakteriologischen Beschaffenheit der zum Versuche herangezogenen Milch einen recht günstigen Schluß ziehen. Die Prüfung hinsichtlich eingetretener bakterizider Merkmale (Keimrückgang oder Wachstumshemmung der Bakterien) ergibt folgendes:

Probe I weist schon nach 4 Stunden ein wesentliches Zurückgehen der Bakterienzahl auf (rund 59 %), nach 7 Stunden hat dagegen ein Ansteigen der Keimmenge bis annähernd auf die ursprüngliche Höhe stattgefunden; nach 12 Stunden ist sogar eine Zunahme von 8,8 % gegenüber der ursprünglichen Keimzahl zu konstatieren. Damit hat die zunehmende Tendenz ihren vorläufigen Abschluß gefunden, denn 15 Stunden nach dem Melken ist die Keimzahl auf rund 65 % ihrer ursprünglichen Größe zurückgegangen. Zwischen 15 und 18 Stunden tritt die Milch in das Stadium vermehrten Bakterienwachstums ein, der Keimgehalt steigt zusehends. Während nach 18 Stunden die Zunahme ca. 253 % beträgt (bezogen auf den ersten Befund), so ist sie schon nach 21 Stunden um 38 135,3 % gestiegen. Zwischen 21 und 25 Stunden steigt der Bakteriengehalt von 13 auf 74 Millionen und in weiteren 2 Stunden auf 132 Millionen.

Probe II. Wie bei Probe I, so ist auch hier in den ersten Stunden nach dem Melken ein starker Keimrückgang in der Milch festzustellen. Schon nach 4stündigem Aufbewahren beträgt das Minus gegenüber der ursprünglichen Keimmenge 70 und nach 7 Stunden sogar nahezu 86 %. Von da ab erfolgt Zunahme der Bakterienzahl, von 5000 nach 7 Stunden, steigt sie nach 12 Stunden auf 40 000, nach 15 Stunden auf 234 000 usf. Keime pro ccm Milch.

Ein Vergleich der Proben ergibt, daß wohl bei beiden ein starker Keimrückgang stattgefunden hat, daß aber in bezug auf Dauer und Intensität dieser Abnahme etwelche Unterschiede bestehen. Während bei Probe I noch nach 15 Stunden deutliche Wachstumshemmung zu beobachten war, hörte diese bei Probe II schon vor 12stündiger Aufbewahrung der Milch auf; nach 18 Stunden war bei der ersteren eine Zunahme von 253 %, bei der letzteren dagegen schon eine solche von 3185 % zu konstatieren. Probe II wies gegenüber Probe I wohl eine kürzere bakterizide Phase auf, dafür war aber das Zurückgehen der Keimzahl ein viel kräftigeres. Der Rückgang beträgt für Probe I nach 4 Stunden rund 59 %, für Probe II 70 %, nach 7 Stunden stellt sich dieses Verhältnis wie — 3 : — 85,7, nach 12 Stunden wie + 8,8 : + 14,3, nach 15 Stunden wie — 64,7 : + 568,6, nach 18 Stunden wie + 253 : + 3185,7. Von da an kehrt sich dieses Verhältnis um, indem schon nach 21 Stunden die Probe I mehr als das Doppelte an Keimen wie Probe II und nach 27 Stunden annähernd das 4fache der Bakterienmenge der Probe II aufweist.

Das Gesagte kurz resümierend, können wir zu Beginn des Versuches bei beiden Milchproben eine deutliche Hemmung des Bakterienwachstums in Form eines Zurückgehens der Keimzahl konstatieren. Bei Probe I ist die Keimabnahme, unterbrochen durch eine vorübergehende Zunahme, etwas geringer als bei der anderen Milch, dafür hält aber die bakterienhemmende Wirkung wesentlich länger an. Nach 12 Stunden zeigen beide Proben nahezu gleichen Bakteriengehalt, nach 21, 24 und 27 Stunden weist die ursprünglich länger bakterizid wirkende Probe I wesentlich größere Bakterienmassen auf als Probe II.

Der zweite diesbezügliche Versuch mit zwei Milchproben von Kuh „Waldi" führte zu folgenden Ergebnissen:

Tabelle 2.

Zeit der Probe-entnahme	Keimzahlen pro ccm Milch		Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl			
			Probe I		Probe II	
	Probe I	Probe II	absolut	in %	absolut	in %
Sofort nach dem Melken . . .	72 000	190 000	—	—	—	—
Nach 4 Stunden	54 000	110 000	— 18 000	— 25	— 80 000	— 42,1
„ 7 „	60 000	116 000	— 12 000	— 16,7	— 74 000	— 38,9
„ 12 „	150 000	2 600 000	+ 78 000	+ 108,3	+ 2 410 000	+ 1 268,4
„ 15 „	780 000	11 000 000	+ 708 000	+ 983,3	+ 10 810 000	+ 5 689,4
„ 18 „	4 800 000	18 000 000	+ 4 728 000	+ 6 566,6	+ 17 810 000	+ 9 373,6
„ 21. „	23 600 000	130 000 000	+ 23 528 000	+ 32 677,7	+ 129 810 000	+ 68 321
„ 25 „	68 000 000	geronnen	+ 67 928 000	+ 94 344,4	—	—
„ 27 „	108 000 000	—	+ 107 928 000	+ ca. 150 000	—	—

Bemerkungen zu vorstehender Tabelle 2.

Während die beiden Milchproben von Kuh „Schäfli“ anfänglich beinahe gleichen Keimgehalt aufwiesen (vgl. Tab. 1), ist dies in vorliegendem Versuch nicht der Fall, indem Probe II rund das $2^1/_2$fache an Bakterien enthält wie Probe I. Im ganzen erweist sich die vorliegende Milch bedeutend keimreicher als diejenige von Kuh „Schäfli“, was wohl zum Teil seinen Grund darin haben dürfte, daß hinsichtlich des Keimreichtums des Eutersekretes individuelle Verschiedenheiten bestehen können. Dabei ist aber auch darauf hinzuweisen, daß jene bakteriellen Verunreinigungsfaktoren, die wir beim gewöhnlichen Melken nie vollständig ausschließen können, Luft- und Kontaktinfektionen, den höheren Bakteriengehalt mit verursacht haben.

Bezüglich beobachteter Keimhemmung können wir folgendes sagen:

Probe I erleidet nach 4 Stunden eine Keimeinbuße um $^1/_4$ der ursprünglichen Bakterienmenge, nach 7 Stunden beträgt das Minus 16,7 % und nach 12 Stunden ist schon eine Zunahme der Bakterien um 108,3 % der ursprünglichen Keimzahl zu konstatieren. Von diesem Zeitpunkte ab findet ein sehr rasches Ansteigen der Keimmenge statt, nach 21 Stunden sind aus den anfänglichen 72 000 resp. 54 000 Bakterien bereits deren 23,6 Millionen und nach 27 Stunden sogar 108 Millionen Keime hervorgegangen.

Probe II weist nach 4 Stunden einen Keimrückgang von 42,1 % auf, welcher Rückgang beinahe in vollem Umfange bis zur 7. Stunde anhält. In der Zeit von der 7. bis zur 12. Stunde nach dem Melken setzt auch hier rasche Vermehrung der Bakterien ein, so daß nach dieser Zeit rund 1268 % mehr Keime nachgewiesen werden können als zu Beginn des Versuches. Nach 21 Stunden ist die ursprüngliche Keimzahl von 190 000 resp. 110 000 auf 130 Millionen gestiegen und nach 25 Stunden ist gallertige Gerinnung eingetreten.

Ein Vergleich der beiden Proben ergibt, daß Probe I mit anfänglich bescheidenerem Keimgehalt eine weniger kräftige, dafür aber etwas länger andauernde bakterizide Wirkung ausübt, als die keimreichere Milch II.

Fassen wir die Ergebnisse der beiden in Tabellen 1 und 2 angeführten Versuche zusammen, so können wir folgendes festhalten:

1. Bei allen 4 verarbeiteten Milchproben konnte in den ersten Stunden nach dem Melken ein deutliches Zurückgehen der

Keimzahl beobachtet werden, nach 4 Stunden im Minimum 25, im Maximum 70 % der zuerst festgestellten Bakterienmenge. Nach 7 Stunden betrug das Minimum der feststellbaren Spaltpilzzahl 3, das Maximum 85,7 % der ursprünglichen Keimmenge. Nach dieser Zeit findet durchwegs ein Ansteigen der Bakterienzahl statt, das, bis auf eine Ausnahme (siehe Tabelle 1, Probe I), in den nächsten Stunden anhält.

2. Versuch 1 sowohl wie Versuch 2 ergaben, daß beim gleichen Individuum sich die bakteriziden Eigenschaften verschieden äußern können; einmal treten sie mäßig kräftig, dafür aber länger andauernd, auf; ein andermal wirken sie in den ersten paar Stunden nach dem Melken besonders intensiv und verschwinden dann aber wieder relativ rasch.

3. Der Versuch 1, der 2 Milchproben einer Kuh mit ungefähr gleichem Bakteriengehalt zum Ausgangsmaterial hat, läßt zufolge ganz verschiedenen bakteriziden Verhaltens der Milchproben schließen, daß die Größe des Keimgehaltes allein nicht ausschlaggebend ist für die Intensität der Bakterizidie.

c) Versuche mit der Milch verschiedener Individuen.

Von Hunziker (12), Rosenau und Mac Coy (18) Evans und Cope (6) u. a. ist darauf hingewiesen worden, daß die bakteriziden Eigenschaften der Milch bei den einzelnen Tieren verschieden ausgestaltet sind und daß sie beim gleichen Individuum variabel sein können. Wie schon aus den vorher besprochenen Versuchen hervorgeht (siehe Tabellen 1 und 2), werden diese Angaben — namentlich was den letzteren Punkt anbetrifft — durch unsere Ergebnisse bestätigt. Im Nachfolgenden sollen einige Resultate wiedergegeben werden, welche die Verschiedenheit der bakteriziden Eigenschaften der Milch verschiedener Kühe illustrieren sollen.

Versuch 1.

Der Gesamtmilch von Kuh „Mai“ werden mittels sterilem Erlenmeyerkölbchen 100 ccm entnommen und nach vorherigem 5 Minuten langem, kräftigen Durchschütteln erstmals an Ort und Stelle und sodann in bestimmten Zwischenräumen im Laboratorium kleine Mengen auf Zuckeragar-Platten verarbeitet. Nach 10 Tage dauernder Bebrütung der Agarkulturen im Brutraum bei 30° C wurden die inzwischen angegangenen Kolonien gezählt. Hierbei kamen wir zu folgenden Ergebnissen (vgl. Tabelle 3):

Die Milch vermag auf die in ihr vorhandenen Bakterien eine ganz wesentliche bakterizide Wirkung auszuüben, nach 4 Stunden ist die ursprüngliche Keimzahl um 32,5 %, nach 7 Stunden um 53,7 % und nach 12 Stunden noch um 6,2 % kleiner geworden. Zwischen 12 und 15 Stunden tritt die Milch in das Stadium vermehrten Bakterienwachstums ein und nach 18, 21, 25 und 27 Stunden gehen die Keimzahlen rapid in die Höhe. Betreffend weiterer Eigentümlichkeiten dieses Versuches verweisen wir auf die Ausführungen nach Tabelle 5 (S. 271 ff.).

Tabelle 3.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahl pro ccm Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl	
		absolut	in %
Sofort nach dem Melken .	80 000	—	—
Nach 4 Stunden	54 000	— 26 000	— 32,5
„ 7 „	37 000	— 43 000	— 53,7
„ 12 „	75 000	— 5 000	— 6,2
„ 15 „	172 000	+ 92 000	+ 115
„ 18 „	680 000	+ 600 000	+ 750
„ 21 „	5 900 000	+ 5 820 000	+ 7 275
„ 25 „	26 000 000	+25 920 000	+32 400
„ 27 „	38 000 000	+37 920 000	+47 400

Versuch 2.

Als Ausgangsmaterial dient eine Milch der Kuh „Spiegel", die auf die gleiche Art und Weise gewonnen und verarbeitet wurde, wie die soeben besprochene Milchprobe von Kuh „Mai". Schon aus anderweitigen Versuchen war bekannt, daß diese Kuh stets eine bakterienreiche Milch liefert, was seinen Grund in etwas mangelhaft schließendem Zitzenmund haben dürfte. Wie zu erwarten war, zeigte auch die vorliegende Milchprobe relativ hohen anfänglichen Keimgehalt (415 000 Bakterien pro ccm). Die Resultate dieser hinsichtlich bakterizider Fähigkeiten geprüften Milch sind in nachfolgender Tabelle 4 niedergelegt.

Tabelle 4.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl	
		absolut	in %
Sofort nach dem Melken .	415 000	—	—
Nach 4 Stunden	375 000	— 40 000	— 9,6
„ 8 „	460 000	+ 45 000	+ 10,8
„ 12 „	1 475 000	+ 1 060 000	+ 255,4
„ 15 „	5 350 000	+ 4 935 000	+ 1 189,1
„ 18 „	25 100 000	+ 24 685 000	+ 5 948,1
„ 23 „	96 000 000	+ 95 585 000	+ 23 032,5
„ 26 „	1 200 000 000	+1 199 585 000	+289 056,6

Im Gegensatz zu der im Versuch 1 verwendeten Milch weist die vorliegende Probe nur geringe bakterizide Wirkungen auf. Nach 4 Stunden ist ein Minus von 9,6 %, nach 8 Stunden dagegen schon ein Plus von 10,8 % gegenüber der ursprünglichen Keimzahl zu beobachten. Nach 12 Stunden beträgt dieses Plus bereits 255,4 %. Die ansteigende Tendenz hält dann aber auch weiterhin an, so daß nach 26stündigem Aufbewahren der Milch bei Zimmertemperatur (18—20 °C) pro ccm schon 1 200 000 000 Keime festgestellt werden können. Aus dem Ergebnis dieses Versuches ist man leicht geneigt, den Schluß zu ziehen, daß vielleicht der relativ hohe Keimgehalt der verwendeten Milch dazu beigetragen habe, die bakteriziden Fähigkeiten zu unterdrücken. Geringe bakterizide Wirkung ist aber nicht notwendigerweise — bei sonst gleichen Bedingungen — an einen hohen Keimgehalt geknüpft, was aus nachfolgendem Versuch 3 hervorgeht.

Versuch 3.

Die hier verwendete Milch entstammt dem Gemelk der Kuh „Fleck“. Gewinnung und Verarbeitung wie üblich. Die Versuchsanstellung führte zu folgendem Ergebnis:

Keimgehalt der Milch sofort nach dem Melken .	52 000
Abnahme der Keimzahl nach 4 Stunden um . .	14,1 %
Zunahme ,, ,, ,, 7 ,, ,, . .	71,7 %
,, ,, ,, ,, 12 ,, ,, . .	834,7 %
,, ,, ,, ,, 15 ,, ,, . .	9 682,6 %
,, ,, ,, ,, 18 ,, ,, . .	32 508,7 %
,, ,, ,, ,, 21 ,, ,, . .	130 334,8 %
,, ,, , ,, 25 ,, ,, . .	169 465,2 %
,, ,, ,, ,, 27 ,, ,, . .	217 291,3 %

Wie aus den eben angeführten Zahlen hervorgeht, weist auch diese Milch sehr geringe bakterizide Fähigkeiten auf, indem nur nach 4 Stunden eine geringe Keimabnahme zu konstatieren ist, die aber schon nach 7 Stunden unwirksam wird, da nach dieser Zeit bereits eine Zunahme von 71,7 % gegenüber der ursprünglichen Bakterienzahl festgestellt werden kann.

Ein Vergleich der Resultate sämtlicher 7 bis jetzt besprochenen Versuche, die alle unter den nämlichen Bedingungen durchgeführt worden sind, gestattet uns die nachfolgende Tabelle 5.

Tabelle 5.

Zeit der Probeentnahme	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl in Prozenten der Bakterienmengen unmittelbar nach dem Melken						
	Milch I der Kuh „Schäfli“	Milch II der Kuh „Schäfli“	Milch I der Kuh „Waldi“	Milch II der Kuh „Waldi“	Milch der Kuh „Mai“	Milch der Kuh „Spiegel“	Milch der Kuh „Fleck“
Stunden n. d. Melken	— 58,9	— 70	— 25	— 42,1	— 32,5	— 9,6	— 14,1
—8 ,, ,, ,, ,,	— 3,0	— 85,7	— 16,7	— 38,9	— 53,7	+ 10,8	+ 71,7
,, , ,, ,,	+ 8,8	+ 14,3	+ 108,3	+1 268,4	— 6 2	+ 255,4	+ 834,7
,, ,, ,, ,,	— 64,7	+ 568,6	+ 983,3	+5 689,4	+115	+1 189,1	+ 9 682,6
,, ,, ,, ,,	+253	+3 185,7	+6 566,6	+9 373,6	+750	+5 948,1	+32 508,7

Die in den vorliegenden 7 Versuchen erzielten Resultate ergeben deutlich, daß überall in den ersten 4 Stunden ein Zurückgehen der Keimzahl stattgefunden hat. Bei 5 Milchproben ist ein solcher Rückgang auch noch nach 7 Stunden zu konstatieren, in je einem Fall sogar noch nach 12 bzw. 15 Stunden.

Wie schon an anderer Stelle hervorgehoben wurde, bestehen in der Art und Weise des Rückganges der Bakterienmenge bei den einzelnen Milchproben etwelche Unterschiede; so betrug z. B. nach 4 Stunden das Maximum des Rückganges 70 %, das Minimum 9,6 % der nach dem Melken festgestellten Keimzahl. Nach 7—8 Stunden war bei einer Probe ein Zurückbleiben der Keimzahl um 53,7 % zu verzeichnen, während bei einer anderen Milch sich die ursprüngliche Bakterienmenge um 71,7 % vermehrt hatte. Auch nach 12, 15, 18 und 21 Stunden (vgl. Tab. 1—5) bestehen ähnliche große Unterschiede; z. B. bei der einen Milch ein Plus von wenigen 100, bei einer anderen dagegen von vielen 1000 %.

Fassen wir die Ergebnisse der Versuche dieser Art kurz zusammen, so kommen wir zu folgenden Schlüssen:

1. Die von Hunziker u. a. (vgl. S. 269) gemachte Wahrnehmung, daß die Milch verschiedener Tiere verschieden mit bakteriziden Fähigkeiten ausgestattet ist, findet in unseren Versuchen ihre volle Bestätigung.

2. Unsere bei Zimmertemperatur aufgestellten Milchproben zeigten durchwegs nach 4 Stunden einen niedrigeren Keimgehalt als sofort nach dem Melken, nach 7—8 Stunden wurde in 5 Fällen (von 7) teilweise recht beträchtliches Zurückbleiben der Keimzahl konstatiert, in je einem Versuche konnte dies noch nach 12 bzw. 15 Stunden beobachtet werden.

3. Die Keimabnahme ist bei den einzelnen Milchproben eine recht verschieden intensive, teilweise tritt sie nach 4 Stunden am kräftigsten auf, teilweise aber auch erst nach 7 und in einem Fall sogar erst nach 15 Stunden. Auch die Intensität des Keimrückganges ist bei den verschiedenen Milchproben der einzelnen Tiere eine abweichende, manchmal eine ganz bescheidene, nur wenige Prozente des anfänglichen Keimgehaltes betragende, in anderen Fällen dagegen eine recht ansehnliche bis sehr kräftige (9,6—85,7 %). Die Dauer der Keimverminderung ist ebenso variabel wie die Intensität; bei der einen Milch sind schon nach 7—8 Stunden um 71,7 % höhere Keimmengen zu konstatieren als nach dem Melken, bei einer anderen Probe kann dagegen noch nach 15 Stunden ein 64,7 % betragender Keimrückgang (gegenüber dem 1. Befund) beobachtet werden.

4. Aus den eben besprochenen Versuchen ist keine bestimmte Gesetzmäßigkeit bezüglich Auftretens der Bakterizidie in der Milch bei verschiedenen Individuen erkennbar.[1])

d) Versuche über den Einfluß verschiedener Aufbewahrungstemperaturen auf die bakterizide Wirkung der Milch.

aa) Allgemeines.

Die Resultate der bis anhin in der Literatur angeführten Versuche, die speziell hinsichtlich der Einwirkung der Aufbewahrungstemperatur auf die bakteriziden Kräfte der Milch gemacht worden sind, lauten teilweise recht verschieden.

A. Schröder (20) beobachtete sowohl bei 18—22° wie bei 8—12° ein deutliches Sinken der Keimzahl, das in der gekühlten Milch besonders stark hervortrat. Hunziker (12) kam zu dem Resultat, daß Keimabnahme in frischer Milch bei 37° C fast gar nicht beobachtet wurde; bei 21° trat sie dagegen am deutlichsten hervor. Bei 5 und 13° war die Abnahme nicht so stark, hielt aber länger an. Koning (13) fand bei der auf gewöhnliche Art und Weise ermolkenen Milch, die rasch abgekühlt und in offenen Schalen im Keller bei 11° aufgestellt wurde, daß innerhalb 12 Stunden keine Veränderung der Bakterienzahl eintrat, nach 24 Stunden hatte sich dann aber starke Zunahme eingestellt. Wurde die Milch nicht gekühlt, sondern mit einer Anfangstemperatur von 28° im Keller bei 11° aufgestellt, so war die Zahl innerhalb 10 Stunden verzehnfacht;

[1]) Bezüglich weiterer, bei Zimmertemperatur durchgeführter Versuche sei auf S. 292—305, 312—317, 320, 323—329, 332 verwiesen.

wurde sie zwar gekühlt, aber bei 22° aufbewahrt, so war bereits nach 6 Stunden eine Zunahme bemerkbar; nach Verlauf von 18 Stunden hatten sich die ursprünglich vorhandenen 143 000 Bakterien auf 28 Millionen vermehrt. Rullmann und Trommsdorff (19) sahen bei Zimmertemperatur eine deutliche Hemmung des Bakterienwachstums, die jedoch bei niederer Temperatur länger anhielt. Rosenau und Mac Coy (18) verfolgten die Keimabnahme bei 37°. v. Behring (1) erachtete 5° als die geeignetste Temperatur für die antibakteriell wirksamen Milchkörper, die jedoch durch Temperaturen unter 2° nach seinen Erfahrungen beeinträchtigt werden. Von verschiedenen Forschern wird angeführt, daß die bei sehr niederen Temperaturen erfolgenden Keimabnahmen in mehr oder weniger großem Umfange auf Kältewirkungen zurückzuführen seien.

Diese wenigen Literaturzitate mögen genügen, um die Wünschbarkeit weiterer diesbezüglicher Resultate hervorzuheben. In den nachfolgenden Versuchen haben wir uns die Aufgabe gestellt, die bakteriziden Fähigkeiten der Milch bei 14, 18—20, 30 und 37° C zu prüfen.

bb) Versuche bei 14° C.

Die in diesen Versuchen zur Verarbeitung gelangten Milchproben wurden auf die übliche Art und Weise am Produktionsorte persönlich von uns enthoben und sofort auf Plattenkulturen von gemischtem Zuckeragar verarbeitet. Die weitere Aufbewahrung der Milch geschah in Erlenmeyerkölbchen mit Watteverschluß im Wasserbade bei 14° C oder in einem kühlen Raum von genannter Temperatur. Die Verarbeitung auf Plattenkulturen mittels gemischtem Zuckeragar geschah auf die früher beschriebene Weise.

1. Versuch.

Die hier verwendete Milch stammt von Kuh „Mai“ und wurde in der oben beschriebenen Art und Weise behandelt (14° C Lufttemperatur).

Die in den einzelnen Zeitintervallen festgestellten Keimzahlen sind aus nachstehender Tab. 6 ersichtlich.

Tabelle 6.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl	
		absolut	in %
Sofort nach dem Melken	76 000	—	—
Nach 1 Stunde	63 000	— 13 000	— 17,1
„ 3 Stunden	48 000	— 28 000	— 36,8
„ 5 „	48 000	— 28 000	— 36,8
„ 9 „	46 000	— 30 000	— 39,4
„ 12 „	52 000	— 24 000	— 31,6
„ 15 „	39 000	— 37 000	— 48,7
„ 18 „	49 000	— 27 000	— 35,5
„ 21 „	110 000	+ 34 000	+ 44,7
„ 24 „	480 000	+404 000	+531,6

Bei Betrachtung der Zahlenreihen genannter Tabelle fällt auf, daß während voller 18 Stunden die Keimzahl der Milch eine niedrigere ist, als zu Beginn des

Versuches. Nach einstündigem Verbleiben der Milch bei 14° C ist schon ein Rückgang der anfänglichen Bakterienzahl um 17,1 % zu konstatieren, nach 3 Stunden beträgt das Minus 36,8 %. Bis nach 12 Stunden ist ungefähr der gleiche Fehlbetrag wie nach 3 Stunden festzustellen. Eine weitere, tiefergreifende Einwirkung auf die Spaltpilze kann sodann zwischen der 12. und der 15. Stunde der Aufbewahrung beobachtet werden. Diese dauert jedoch nicht sehr lange an, indem das vorher festgestellte Minus von 48,7 % nach weiteren 3 Stunden auf 35,5 % zurückgeht. Nach 21 und sodann auch nach 24 Stunden kann eine lebhafte Bakterienzunahme konstatiert werden; das Plus beträgt nach diesen Zeitpunkten 44,7 bzw. 531,6 % der ursprünglichen Keimmenge.

Aus den Resultaten geht hervor, daß bei der vorliegenden Milchprobe von Kuh „Mai", bei 14° C Aufbewahrungstemperatur, während 18 Stunden nach dem Melken nicht nur keine Zunahme der Bakterien, sondern ein ganz wesentliches Zurückbleiben der Zahl der Spaltpilze beobachtet werden konnte. Kräftige Vermehrung der Milchkeime setzte zwischen dem 18 und dem 21 Stunden dauernden Aufbewahren der Milch ein.

2. Versuch.

Als Ausgangsmaterial diente eine Milch von Kuh „Schäfli", die in gleicher Art und Weise, wie die der Kuh „Mai" zur Versuchsanstellung herangezogen wurde. Aufbewahrungstemperatur: 14° C im Wasserbade.

Die Resultate dieses Versuches sind aus nachfolgender Tabelle 7 ersichtlich. Wie beim 1. Versuch, so ist auch hier eine ganz beträchtliche Keimeinbuße bis 21 Stunden nach dem Melken zu konstatieren (bei Versuch 1 bis zu 18 Stunden). Schon nach 4 Stunden beträgt die Einbuße an Keimen 32,4 %, nach 7 Stunden sogar 53 %. Auch weiterhin ist das Zurückbleiben der Bakterienzahl ein ganz

Tabelle 7.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl	
		absolut	in %
Sofort nach dem Melken .	34 000	—	—
Nach 4 Stunden	23 000	— 11 000	— 32,4
„ 7 „	16 000	— 18 000	— 53
„ 10 „	19 000	— 15 000	— 44,1
„ 13 „	21 000	— 13 000	— 38,2
„ 17 „	17 000	— 17 000	— 50
„ 21 „	32 000	— 2 000	— 5,9
„ 24 „	80 000	+ 46 000	+ 135,3
„ 27 „	80 000	+ 46 000	+ 135,3
„ 30 „	160 000	+ 126 000	+ 370,6
„ 33 „	190 000	+ 156 000	+ 458,8
„ 50 „	34 000 000	+ 33 966 000	nicht berechnet
„ 60 „	150 000 000	+ 149 966 000	„ „
„ 72 „	1 300 000 000	+ 1 299 966 000	„ „

wesentliches: Nach 10 Stunden 44,1, nach 13 Stunden 38,2, nach 17 Stunden 50 % der ursprünglichen Keimzahl ausmachend; von der 17. Stunde an geht die bakterizide Wirkung der Milch zurück, indem nach 21 Stunden nur noch ein Minus von 5,9 % zu beobachten ist. Die Keimzahlfeststellung ergibt, daß der ganze Vorgang der Bakterizidie gewissen Schwankungen unterworfen ist; nach

einer relativ kleinen Keimeinbuße nach 4 Stunden folgt eine größere nach 7, dann wiederum zwei kleinere nach 10 und 13 Stunden und an diese anschließend nochmals eine intensivere Keimhemmung nach 17 Stunden. Absolut genommen, wäre demnach die bakterizide Wirkung eine wesentlich größere als sie durch die obigen Zahlen zum Ausdruck kommt. In vorliegendem Versuch kann erstmals nach 24 Stunden ein Plus an Keimen gegenüber der nach dem Melken festgestellten Bakterienmenge beobachtet werden. Von — 5,9 % ist innerhalb dreier Stunden die Keimzahl auf + 135,3 % der erstgefundenen Spaltpilzmenge angestiegen. Nach weiteren 3 Stunden ist keinerlei Veränderung im Bakteriengehalt zu konstatieren; es scheint also, daß selbst nach dieser Zeit dem freudigen Wachstum der Keime irgend etwas hemmend im Wege steht. In den nachfolgenden Zeitabschnitten findet ganz wesentliche Vermehrung statt, immerhin in bedeutend langsamerer Weise, als wir dies früher zu beobachten Gelegenheit hatten (Einfluß der niedrigen Temperatur!).

Was die Intensität des Keimrückganges anbetrifft, so ist zu bemerken, daß diese innerhalb der gewählten Beobachtungszeiten durchwegs eine recht ansehnliche ist. Während bei Versuch 1 im Maximum ein Keimrückgang von 48,7 % eintrat, beträgt hier das maximale Zurückgehen der Bakterienzahl 53 %.

3. Versuch.

Der Versuchsanstellung wurde diesmal eine Milch von Kuh „Waldi“ unterworfen. In gleicher Art und Weise wie die früheren Proben gewonnen, wurde sie rasch gekühlt und nachher im Wasserbade bei 14° C aufbewahrt. Die weitere Verarbeitung geschah auf gewohnte Weise.

Die erzielten Resultate waren folgende (siehe nachfolgende Tabelle 8):

Wie die beiden vorhergehenden Versuche, so zeigt auch Versuch 3 recht erheblichen Keimrückgang in der verarbeiteten Milch. Schon in den ersten 3 Stunden nach dem Melken beträgt das Minus gegenüber dem ersten Befund 57,9 %. Nach 6 Stunden erreicht dieses Zurückgehen der Keimzahl mit 62,1 % bereits seinen

Tabelle 8.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl	
		absolut	in %
Sofort nach dem Melken	190 000	—	—
Nach 3 Stunden	80 000	— 110 000	— 57,9
„ 6 „	72 000	— 118 000	— 62,1
„ 9 „	74 000	— 116 000	— 61
„ 12 „	91 000	— 99 000	— 52,1
„ 15 „	120 000	— 70 000	— 36,8
„ 18 „	160 000	— 30 000	— 15,8
„ 21 „	240 000	+ 50 000	+ 26,3
„ 24 „	420 000	+ 230 000	+ 121
„ 27 „	500 000	+ 310 000	+ 163,2
„ 57 „	31 000 000	+ 30 810 000	+ 16 215,8

Höhepunkt; nach 9 Stunden ist eine nur unwesentlich geringere Hemmung des Spaltpilzwachstums zu konstatieren. Von diesem Zeitpunkte an scheint die bakterizide Kraft allmählich abzunehmen, da nach 12, 15 und 18 Stunden das Minus gegenüber der nach dem Melken festgestellten Keimmenge ein stetig ge-

ringeres wird; 52,1; 36,8; 15,8 sind die nach den eben genannten Zeitintervallen festgestellten prozentualen Einbußen. Nach 21 Stunden ist schon eine Zunahme der Bakterienzahl, verglichen mit der ursprünglichen Keimmenge, zu bemerken, von 26,3 % nach 21 Stunden steigt dieses Plus nach 24 Stunden auf 121, nach 27 Stunden auf 163,2 und nach 57 Stunden sogar auf 16 215,8 %.

In gleicher Weise wie bei Versuch 1 findet auch bei vorliegender Milchprobe die bakterizide Phase zwischen 18 und 21 Stunden nach dem Melken ihren Abschluß, indem von diesem Zeitpunkt an reichliche Vermehrung der Bakterien zu konstatieren ist. Was bei vorliegender Milchprobe vor allem auffällt, ist der starke Rückgang der Keimzahl in den ersten 12 Stunden, sowohl die in Versuch 1 wie auch in Versuch 2 verwendete Milch wies keine so tiefgreifende bakterizide Wirkung auf.

Fassen wir die Resultate der 3 vorliegenden Versuche zusammen, so können wir folgendes feststellen:

1. Bei allen 3 von verschiedenen Kühen stammenden, auf gewöhnliche Art und Weise ermolkenen und nachher zu 14° C gestellten Milchproben war in den, dem Melkakte folgenden 18—21 Stunden ein mehr oder weniger kräftiges Zurückgehen bzw. Zurückbleiben der Keimzahl zu beobachten.

2. Die Intensität der Keimeinbuße war bei den einzelnen Milchproben eine verschiedene; im Maximum konnte festgestellt werden:

Bei Versuch 1	48,7 %	der nach dem Melken festgestellten Keimzahl.
,, ,, 2	53 %	
,, ,, 3	62 %	

3. Die Zeit, bei der die stärkste Keimeinbuße eintrat, war nicht in allen Fällen die nämliche, bei der Probe 1 wurde nach 15 Stunden, bei den Proben 2 und 3 schon nach 7 bzw. 6 Stunden die stärkste Einbuße an Spaltpilzen konstatiert.

4. Auch hinsichtlich der Nachhaltigkeit des kräftigen Keimrückganges bestehen gewisse Verschiedenheiten. Während sowohl bei der Milchprobe 1 der Kuh „Mai“ wie auch bei der Milchprobe 2 der Kuh „Schäfli“, die beide eine relativ wenig kräftige Keimhemmung zu Beginn der Versuche aufwiesen, nach 18 bzw. 17 Stunden ein starkes Zurückbleiben der Bakterienmengen konstatiert werden konnte, war letzteres bei Versuch 3 mit Milch der Kuh „Waldi“, die namentlich in den ersten 12 Stunden nach dem Melken starke keimhemmende Wirkung erkennen ließ, nach 15 bzw. 18 Stunden schon ganz beträchtlich kleiner geworden.[1])

cc) Versuche bei 18—20° C.[2])

Betreffend der bei Zimmertemperatur (18—20° C) durchgeführten Versuche können wir auf das auf S. 266—272 Gesagte verweisen. Sämtliche dort niedergelegten Resultate sind bei

---

[1]) Weitere Versuche bezüglich des Einflusses tiefer Temperaturen auf die Bakterizidie der Milch sind auf S. 289—291, 305—312, 318—319, 330—332 beschrieben.

[2]) Siehe auch S. 292—305, 312—317, 320, 323—329, 330—332, wo Versuche beschrieben sind, bei denen die Milch bei Zimmertemperatur (16—18—20° C) auf bakterizide Eigenschaften geprüft wurde.

obgenannter Temperatur gewonnen worden und erübrigt es uns nur noch, diese Befunde mit den bei 14° C gewonnenen Ergebnissen zu vergleichen.

Das auf S. 266—272 Gesagte kurz zusammenfassend, können wir folgende Punkte für die bei Zimmertemperatur durchgeführten Versuche besonders hervorheben:

1. Innerhalb der ersten 4 Stunden nach dem Melken, in den meisten Fällen sogar innerhalb 7 bis 8 Stunden, konnte ein ganz erheblicher Rückgang der sofort nach dem Melken festgestellten Keimzahl beobachtet werden.

2. Die Intensität des Keimrückganges ist bei den einzelnen Proben eine recht verschiedene, sie schwankt zwischen 9,6 und 85,7 % der ursprünglich gefundenen Bakterienmenge.

3. Vergleichen wir diese soeben erwähnten Resultate mit den bei 14° C gewonnenen, so können wir namentlich einen deutlich in die Erscheinung tretenden Unterschied wahrnehmen:

Die bei 14° C aufbewahrten Milchproben weisen eine viel länger dauernde bakterizide Phase auf, als die bei Zimmertemperatur (18—20° C) gehaltene Milch. Während bei den ersteren der Übergang vom sichtlich gehemmten zum kräftigen Bakterienwachstum zwischen 18 und 21, oder sogar erst zwischen 21 und 24 Stunden nach dem Melken eintrat, konnte dies bei 18—20° C meist schon zwischen 7 und 12, oder sogar zwischen 3 und 7 Stunden beobachtet werden. Ausnahmen kamen allerdings auch hier vor, indem bei einer Probe erst zwischen der 12. und 15. Stunde und bei einer anderen Milch zwischen der 15. und 18. Stunde nach dem Melken vermehrtes Bakterienwachstum eintrat.

Ein weiterer, allerdings weniger markant in die Erscheinung tretender Unterschied besteht in der Intensität der Keimabnahme. Bei den, bei 14° C gehaltenen Proben war im Minimum ein Keimrückgang von 48,7 %, im Maximum von 62 % der ursprünglichen Bakterienzahl zu konstatieren, bei der bei 18—20° C aufgestellten Milch schwankten diese Werte zwischen 9,6 und 85,7 %.

dd) Versuche bei 30 und 37° C.

Praktische Gesichtspunkte veranlassen uns, die Befunde der bei diesen beiden Temperaturgraden, 30 und 37° C, angestellten Versuche gleichzeitig wiederzugeben.

Bei der Versuchsanstellung gingen wir jeweilen so vor, daß wir entweder die Milch eines Individuums oder dann aber die Milch verschiedener Tiere (Mischmilch) in je einer Probe bei 30 und 37° C im Brutraum aufbewahrten und in bestimmten Zeitintervallen quantitativ auf Plattenkulturen von gemischtem Zuckeragar verarbeiteten. Die übrige Untersuchungstechnik blieb die gleiche wie in den weiter oben besprochenen Versuchen.

Nachstehende Tabellen 9—16 geben die Resultate wieder, die wir auf die eben beschriebene Art und Weise erzielen konnten:

1. Versuch.

Zur Verwendung gelangte die Einzelmilch der Kuh „Spiegel". Die Resultate sind in nachfolgender Tabelle 9 zusammengestellt und ergeben folgendes:

Die Milch von Kuh „Spiegel", in einem Falle bei 30°, im anderen Falle dagegen bei 37° C im Brutraum aufbewahrt, erleidet innerhalb der ersten 3 Stunden nach dem Melken eine teilweise sehr deutlich in die Erscheinung tretende Keimeinbuße. Während bei 30° C das Zurückgehen der Bakterienzahl rund 3,2 % des anfänglichen Keimgehaltes beträgt, ist der Rückgang bei 37° C ein bedeutend kräftigerer, indem er hier nahezu 1/4 der anfänglich festgestellten Bakterienmenge ausmacht. Nach 5 stündiger Aufbewahrung der beiden Milchproben bei den genannten Temperaturen ist eine bedeutende Keimzunahme zu beobachten, bei 30° C um 217,4, bei 37° C um 535 % der zuerst festgestellten Spaltpilzzahl. Das Verhältnis der bei den beiden Temperaturgraden erfolgten Veränderungen

Tabelle 9.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch bei		Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) des Keimgehaltes in Prozenten des 1. Befundes bei	
	30° C	37° C	30° C	37° C
Sofort nach dem Melken	63 000	63 000	—	—
Nach 3 Stunden .	61 000	48 000	— 3,2	— 23,8
„ 5 „ .	200 000	400 000	+ 217,4	+ 535
„ 7 „ .	1 800 000	6 300 000	+ 2 757,1	+ 9 900
„ 10 „ .	33 000 000	93 000 000	+ 52 281	+ 147 508

in den Keimmengen hat sich also im Verlaufe der letzten 3 Stunden geändert: Aus dem nach 3 Stunden erfolgten, viel bedeutenderen Zurückgehen der Keimzahl bei 37° C, verglichen mit dem Befund bei 30° C, ist eine um rund 300 % stärkere Zunahme an Keimen bei 37° C entstanden. Nach 7 bzw. nach 10 Stunden hält die rasche Erhöhung der Spaltpilzmengen an, wobei wir fast stets bei der, bei 37° C gehaltenen Probe — wohl zufolge des günstigen Einflusses der hohen Temperatur — ein rascheres Ansteigen der Keimzahlen konstatieren als bei 30° C.

2. Versuch.

Hier gelangte die Einzelmilch der Kuh „Schäfli" zur Verwendung. Aus der Versuchsanstellung resultiert folgendes (siehe Tabelle 10):

Während bei der Milch des 1. Versuches nach 3 stündiger Aufbewahrung sowohl bei 30, wie auch bei 37° C ein merklicher Rückgang der Keimzahl zu beobachten war, kann dies bei der Milch von Kuh „Schäfli" nicht konstatiert werden. Schon in den ersten 3 Stunden ist hier eine ganz ansehnliche Vermehrung der Bakterienkeime eingetreten, bei 30° C um 31,3, bei 37° C um 12,5 %. Obschon wir also bei bloßer Beobachtung der Zahlenwerte feststellen müssen, daß ein eigentlicher Rückgang der Spaltpilzmengen nicht stattgefunden hat, so gestattet uns doch der Vergleich der bei 30° C mit den bei 37° C gefundenen Zahlen, eine gewisse Keimhemmung herauszulesen. Während bei der 30° C betragenden Aufbewahrungstemperatur während der ersten 3 Stunden nach dem Melken eine

Tabelle 10.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch bei		Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl in Prozenten des 1. Befundes bei	
	30° C	37° C	30° C	37° C
Sofort nach dem Melken	32 000	32 000	—	—
Nach 3 Stunden .	42 000	35 000	+ 31,3	+ 12,5
„ 5 „ .	60 000	200 000	+ 87,5	+ 525
„ 7 „ .	300 000	3 400 000	+ 837,5	+ 10 525
„ 10 „ .	13 000 000	50 000 000	+40 525	+156 680

Zunahme der Keimmenge um 31,3 % stattgefunden hat, betrug dieser Zuwachs an Keimen bei 37° C nur 12,5 %. Diese Feststellung deutet darauf hin, daß in den ersten Stunden nach dem Melken bakterizid wirkende Kräfte bei 37° C in vermehrtem Maße tätig und wirksam gewesen sind. Während der 1. Versuch dies in positivem Sinne dargetan hat, indem die Keimzahl deutlich zurückging, ist im 2. Versuch dies zwar nicht eingetreten, doch lassen die gefundenen Keimmengen auch da bakterizide Wirkungen erkennen.

3. Versuch.

Zu diesem Versuche wurde die Einzelmilch der Kuh „Lise“ herangezogen. Die Resultate sind in nachfolgender Tabelle 11 zusammengestellt und geben zu folgenden Bemerkungen Anlaß:

Bei Besprechung der beiden vorhergehenden Versuche 1 und 2 (siehe Tabellen 9 und 10) haben wir auf den Umstand hingewiesen, daß bei 37° C Aufbewahrungstemperatur eine Milch unter Umständen eine bedeutend kräftigere bakterizide Wirkung auszulösen vermag, als bei 30° C. Dieser Befund findet in vorliegendem Versuch seine volle Bestätigung. Während nach 3stündigem Bebrüten der Milch bei 30° C sich die Bakterien um 20 % vermehrt haben, kann

Tabelle 11.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch bei		Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl in Prozenten des 1. Befundes bei	
	30° C	37° C	30° C	37° C
Sofort nach dem Melken	80 000	80 000	—	—
Nach 3 Stunden .	96 000	67 000	+ 20	— 16,3
„ 5 „ .	160 000	400 000	+ 100	+ 400
„ 7 „ .	1 900 000	4 700 000	+ 2 275	+ 5 775
„ 10 „ .	27 000 000	27 000 000	+33 650	+33 650

in der bei 37° C gehaltenen Milch eine Keimabnahme von 16,3 % konstatiert werden. Nach 5stündiger Aufbewahrung der beiden Milchproben haben die Keimzahlen bereits beträchtlich an Größe zugenommen; bei der bei 30° C aufbewahrten Milch beträgt die Zunahme an Bakterien gegenüber der nach dem Melken festgestellten Menge 100 %, bei der bei 37° C aufgestellten Probe sogar 400 %. Im allgemeinen bietet sich also dasselbe Bild, wie in den beiden vordem

besprochenen Versuchen. Bei zunehmender Aufbewahrungsdauer der beiden Proben stellt sich insofern ein abweichender Befund ein, als die Keimzahl der bei 37° C gehaltenen Milch nicht in dem Maße zunimmt, wie die beiden eben angeführten Versuche dargetan haben. Im Gegenteil, es ist zu beobachten, daß sich die Spaltpilzmengen nach und nach nähern und nach 10 Stunden sogar gleich große Werte darstellen. Das Verhältnis der bei den beiden Temperaturgraden gefundenen Keimzahlen verändert sich folgendermaßen:

Nach 3 Stunden verhält sich die in der Milch nachgewiesene Keimmenge bei 30° C zu der bei 37° C	wie 96 : 67
Nach 5 Stunden usw.	„ 16 : 40
„ 7 „ „	„ 19 : 47
„ 10 „ „	„ 27 : 27

Die Erklärung für dieses etwas eigentümliche Verhalten der Milch bei den Temperaturen 30 und 37° C dürfte in folgender Überlegung begründet sein:

Für die bakterizide Wirkung einer Milch sind 2 einander entgegenwirkende Faktoren maßgebend, einmal die bakterizide Kraft als solche und dann, dieser entgegengesetzt, die Vermehrungstätigkeit der Bakterien. Je nach der Intensität der ihr innewohnenden bakteriziden Kräfte, wird eine Milch imstande sein, die bei 37° C sehr rasch und sehr kräftig einsetzende Vermehrung der Bakterien hintanzuhalten oder nicht. Wie die im vorliegenden Versuche verwendete Milch von Kuh „Lise" zeigt, sind in den ersten Stunden nach dem Melken in der bei 37° C gehaltenen Milchprobe intensiv keimhemmende Kräfte an der Arbeit gewesen. Diesen bakterienhemmenden Faktoren steht nun aber die für das Wachstum vieler Milchbakterien günstige Aufbewahrungstemperatur von 37° C gegenüber. Diesem Umstande ist es denn auch sehr wahrscheinlich zuzuschreiben, wenn trotz der ansehnlichen Keimhemmung bzw. Keimvernichtung nach 3 Stunden im Verlaufe zweier weiterer Stunden bereits eine recht beträchtliche Keimvermehrung stattgefunden hat. Immerhin schreitet diese Zunahme nicht in dem Maße vorwärts, wie wir das bei früheren Versuchen beobachten konnten. Bei 30° C scheinen sich die bakteriziden Kräfte in der Milch nicht sonderlich entfalten zu können, da schon nach 3stündigem Aufbewahren im Brutraum eine ganz beträchtliche Keimvermehrung stattgefunden hat. Die für das Spaltpilzwachstum noch immerhin recht günstige Temperatur von 30° C, der nur eine bescheidene bakterizide Wirkung gegenüberstand, bewirkte ein rasches und stetiges Ansteigen der Keimzahl. Trotzdem in der bei 37° C gehaltenen Milchprobe hinsichtlich Temperatur günstigere Verhältnisse herrschen, wird doch nach 10 Stunden die bei 30° C gefundene Spaltpilzzahl nicht überschritten.

4. Versuch.

Zur Versuchsanstellung gelangte die Einzelmilch der Kuh „Mai". An Hand der nachfolgenden Tabelle 12, die die zahlenmäßig erzielten Resultate dieses Versuches darstellt, können wir folgendes bemerken:

Während bei den bisher besprochenen Versuchen durchweg bei 37° C eine größere bakterizide Wirkung der Milch auf die in ihr vorhandenen Bakterien beobachtet werden konnte, als bei 30° C, ist in vorliegendem Falle gerade das Gegenteil konstatiert worden. Die Milch der Kuh „Mai", zu 30° C gestellt, zeigt nach 3 Stunden einen Keimrückgang von 37,5 % gegenüber der nach dem Melken festgestellten Spaltpilzzahl. Auch noch nach 5 Stunden ist die Keimabnahme

Tabelle 12.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch bei		Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl in Prozenten des 1. Befundes bei	
	30° C	37° C	30° C	37° C
Sofort nach dem Melken	80 000	80 000	—	—
Nach 3 Stunden .	50 000	69 000	— 37,5	— 13,7
„ 5 „ .	60 000	100 000	— 25	+ 25
„ 7 „ .	200 000	4 600 000	+ 150	+ 5 650
„ 10 „ .	2 000 000	22 000 000	+2 400	+27 400

eine ganz ansehnliche, beträgt sie doch ¼ der ursprünglich ermittelten Keimzahl. Von dieser Zeit ab findet stetige Zunahme der Zahl der Spaltpilze statt, immerhin ist das Tempo, das die Bakterien für ihre Vermehrung einschlagen, ein ungewohnt mäßiges, namentlich wenn wir berücksichtigen, daß die hohe Aufbewahrungstemperatur als günstiger Wachstumsfaktor wesentlich in Betracht fällt. Bei 37° C ist nach 3 Stunden ein Keimrückgang von 13,7 % zu beobachten, nach 5 Stunden dagegen schon eine Zunahme von 25 %. Von diesem Zeitpunkte ab findet eine rasche Vermehrung der Milchkeime statt, welch' letztere ungefähr in dem Maße fortschreitet, wie wir das schon früher, bei entsprechend angelegten Versuchen, beobachten konnten.

Die vom vorhergehenden Versuch 3 wesentlich abweichenden Resultate dürften sich folgendermaßen erklären lassen:

Entweder ist die Milch der Kuh „Mai" mit bakteriziden Eigenschaften ausgestattet, die bei 30° C zu besserer Wirkung gelangen als bei 37° C, oder dann aber: Es sind in der Milch besonders hohe Prozentsätze solcher Bakterien vorhanden, denen die Temperatur von 37° C Wachstumsoptimum bedeutet und daß dann, zufolge dieses günstigen Einflusses auf die Spaltpilzvermehrung, die spezifisch bakterizide Wirkung nicht zum Ausdruck kommen kann.

5. Versuch.

Hierbei wurde die Einzelmilch von Kuh „Waldi" verwendet. Der Versuch führte zu folgenden Resultaten (siehe Tabelle 13):

Die Milch der Kuh „Waldi", in je einer Probe zu 30 und 37° C gestellt, zeigt bei der erstgenannten Temperatur nach 3 Stunden eine deutliche Keimabnahme (um 29 % des Anfangskeimgehaltes). Bei der bei 37° C gehaltenen

Tabelle 13.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch bei		Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl in Prozenten des 1. Befundes bei	
	30° C	37° C	30° C	37° C
Sofort nach dem Melken	83 000	83 000	—	—
Nach 3 Stunden .	59 000	87 000	— 29	+ 4,8
„ 5 „ .	160 000	600 000	+ 92,8	+ 623
„ 7 „ .	1 200 000	27 000 000	+ 1 345,8	+32 430
„ 10 „ .	14 000 000	52 000 000	+16 767,4	+62 551

Milchprobe ist nach der gleichen Zeit schon eine geringe Zunahme an Spaltpilzen zu konstatieren. Bei oberflächlicher Betrachtung der Zahlen mag es also scheinen, als ob bei 37° C Aufbewahrungstemperatur überhaupt keine keimhemmende Wirkung ausgelöst worden sei, näheres Zusehen sagt uns aber sofort, daß ohne eine solche bakterizid wirkende Kraft die Keimzahl nach 3 Stunden eine bedeutend höhere sein müßte. Offensichtlich hat doch eine, wenn auch nur kurzbefristete Wachstumsbehinderung bzw. Keimvernichtung stattgefunden. Im übrigen gilt für diesen Versuch 5 das bei Besprechung der Tabelle 12 Gesagte; die Keimhemmung scheint bei 30° C eine größere zu sein als bei 37° C. In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse vielleicht so, daß die spezifisch bakteriziden Stoffe in der Milch zwar ihre Tätigkeit entfalteten, aber in ihrer Wirkung zufolge der übrigen, für das Bakterienwachstum außerordentlich günstigen Wachstumsfaktoren (z. B. hohe Temperatur) in der Höhe der Keimzahl nicht zum Ausdruck gelangen konnten.

6. Versuch.

Zu diesem Versuche wurde die Einzelmilch von Kuh „Fleck" herangezogen. Die Versuchsergebnisse waren folgende (siehe Tabelle 14):

Weder bei 30 noch bei 37° C kann eine bakterizide Wirkung der Milch konstatiert werden. Beide bei den genannten Temperaturen aufbewahrten Milchproben zeigen nach 3 Stunden ein ziemlich übereinstimmendes Bild: Bei 30° C ist der anfängliche Keimgehalt um 30 % gestiegen, bei 37° C um 33 %. Nach 5,

Tabelle 14.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch bei		Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl in Prozenten des 1. Befundes bei	
	30° C	37° C	30° C	37° C
Sofort nach dem Melken	134 000	134 000	—	—
Nach 3 Stunden .	174 000	178 000	+ 30	+ 33
„ 5 „ .	550 000	1 300 000	+ 310	+ 870
„ 7 „ .	1 900 000	11 900 000	+ 1 317	+ 8 780
„ 10 „ .	32 000 000	64 000 000	+23 777	+47 657

7 und 10 Stunden verändert sich dieses Bild insofern, als sich die Bakterien der Milch von Kuh „Fleck" bei 37° C bedeutend besser entwickeln als bei 30° C, die feststellbaren Keimzahlen sind dementsprechend wesentlich höher.

Im großen und ganzen scheint die hier verarbeitete Milch bei 30 und 37° C keine stark wirksamen bakteriziden Kräfte zu besitzen, da innert kurzer Frist nach dem Melken rasches Ansteigen der Keimzahl beobachtet werden kann.

7. Versuch.

Im Gegensatz zu den Versuchen 1—6 wurde bei Versuch 7 nicht mehr eine Einzelmilch, sondern die Mischmilch von 6 Kühen für das Experiment herangezogen. Die Resultate sind in nachfolgender Tabelle 15 zusammengestellt und geben zu folgenden Bemerkungen Anlaß:

Während wir anläßlich der Besprechung des Versuches 6 feststellen konnten, daß nach 3stündigem Aufbewahren einer Milch bei 30 und 37° C bei beiden Milch-

Tabelle 15.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch bei		Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl in Prozenten des 1. Befundes bei	
	30° C	37° C	30° C	37° C
Sofort nach dem Melken	138 000	138 000	—	—
Nach 3 Stunden .	110 000	109 000	— 20,3	— 21,0
„ 5 „ .	190 000	600 000	+ 37,7	+ 334 7
„ 7 „ .	2 000 000	8 400 000	+ 1 350	+ 1 950,5
„ 10 „ .	17 000 000	89 000 000	+12 218	+37 616

proben eine gleich große Zunahme der Keimzahlen erfolgte, so können wir bei vorliegendem Versuch konstatieren daß ebensogut auch das Gegenteil, eine gleich große Abnahme der Keimmenge eintreten kann. Sowohl die bei 30° C gestandene, wie auch die bei 37° C gehaltene Mischmilchprobe weisen nach 3 Stunden Keimabnahmen um rund $^1/_5$ der nach dem Melken festgestellten Bakterienmenge auf. Nach 5stündigem Aufstellen der Milch bei den genannten Temperaturen kann wiederum jene Veränderung in der Bakterienzahl festgestellt werden, wie in den meisten bisher besprochenen Versuchen: Rasche Zunahme bei 37° C und mäßiges Ansteigen bei 30° C. Ebenso, wie schon früher, scheint auch hier die hohe Aufbewahrungstemperatur und mithin der sehr günstige Einfluß auf die Vermehrung der Spaltpilze für Dauer und Intensität der keimhemmenden bzw. keimtötenden Kräfte in der Milch ausschlaggebend gewesen zu sein.

Zusammenfassende Übersicht der Resultate vorstehender Versuche 1—7.

Eine Übersicht über die gesamten, bei 30 und 37° C Aufbewahrungstemperatur erzielten Resultate gestattet uns die nachfolgende Tabelle 16. An Hand dieser Tabelle können wir folgendes feststellen:

Wie aus den Zahlen ersichtlich ist, wurden bei den 14 ausgeführten Versuchen in 8 Fällen bei der 30 bzw. 37° C betragenden Aufbewahrungstemperatur der Milch nach 3 Stunden ein Zurückgehen der Keimzahl beobachtet. In einem Falle konnte dies bei 30° C noch nach 5 Stunden festgestellt werden. 2 bei 37° C aufgestellte Milchproben zeigen nach 3stündiger Aufbewahrung eine bescheidene Keimzunahme gegenüber der nach dem Melken festgestellten Spaltpilzzahl, was vermuten läßt, daß auch hier bakterizide Kräfte eine kurze Zeit dauernde Wirkung auszulösen vermochten. Mit Ausnahme eines Versuches, bei welchem noch nach 10stündigem Aufbewahren der Milch bei 37° C keine höhere Keimzahl festgestellt werden konnte als bei entsprechend langer Bebrütung bei 30° C, weisen alle Proben bei erstgenannter Temperatur in der Zeit zwischen 3 und 10 Stunden viel stärkere Keimvermehrung auf, als bei der um 7 Temperaturgrade niedrigeren Bebrütung. Auch hinsichtlich der Intensität des Zurückgehens der Spaltpilzmengen bei den eben genannten Versuchen bestehen gewisse, durch die Temperatur bedingte Unterschiede; bei einer Aufbewahrungstemperatur von 30° C konnte in den Fällen, wo die nachweisbare Spaltpilzmenge abnahm, im Minimum ein Keimrückgang von 3,2, im Maximum von 37,5 % konstatiert werden; bei 37° C betragen diese Werte 13,7 bzw. 23,8 %. Die Keimabnahmen bzw. -Zunahmen

Tabelle 16.

Zeit der Versuchsanstellung	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl in Prozenten des 1. Befundes			
	Versuch 1		Versuch 2	
	bei 30° C	bei 37° C	bei 30° C	bei 37° C
3 Stunden nach dem Melken	— 3,2	— 23,8	+ 31,3	+ 12,5
5 ,, ,, ,, ,,	+ 217,4	+ 535	+ 87,5	+ 525
7 ,, ,, ,, ,,	+ 2 757,1	+ 9 900	+ 837,5	+ 10 525
10 ,, ,, ,, ,,	+ 52 281	+ 147 508	+ 40 525	+ 156 680
	Versuch 3		Versuch 4	
3 Stunden nach dem Melken	+ 20	— 16,25	— 37,5	— 13,7
5 ,, ,, ,, ,,	+ 100	+ 400	— 25	+ 25
7 ,, ,, ,, ,,	+ 2 275	+ 5 775	+ 150	+ 5 650
10 ,, ,, ,, ,,	+ 33 650	+ 33 650	+ 2 400	+ 27 400
	Versuch 5		Versuch 6	
3 Stunden nach dem Melken	— 29	+ 4,8	+ 30	+ 33
5 ,, ,, ,, ,,	+ 92,8	+ 623	+ 310	+ 870
7 ,, ,, ,, ,,	+ 1 345,8	+ 32 430	+ 1 317	+ 8 780
10 ,, ,, ,, ,,	+ 16 767,4	+ 62 551	+ 23 777	+ 47 657
	Versuch 7			
3 Stunden nach dem Melken	— 20,3	— 21,0		
5 ,, ,, ,, ,,	+ 37,7	+ 334,7		
7 ,, ,, ,, ,,	+ 1 350	+ 1 950,5		
10 ,, ,, ,, ,,	+ 12 218	+ 37 616		

sind bei gleichem Ausgangsmaterial nach 3stündigem Aufbewahren der Proben bei 30 bzw. 37° C mit wenigen Ausnahmen recht verschiedene. So betrug bei Versuch 3 bei 30° Aufbewahrungstemperatur die Zunahme der Bakterien 20 % der sofort nach dem Melken festgestellten Spaltpilzmenge, bei 37° C dagegen war eine Abnahme von 16,25 % zu konstatieren.[1])

ee) Versuche, bei denen die Milch in Parallelproben gleichzeitig bei 14, 20, 30 und 37° C aufgestellt wurde.

Im Anschlusse an die eben besprochenen Untersuchungsergebnisse auf S. 273—284 seien noch einige Resultate erwähnt, die bei Versuchen gewonnen wurden, bei welchen eine Milch gleichzeitig bei 14, 20, 30 und 37° C zur Versuchsanstellung herangezogen wurde. Die Untersuchungstechnik blieb im wesentlichen die nämliche wie früher, mit dem Unterschiede jedoch, daß die Milch eines bestimmten Tieres nach guter Durchmischung in 4 sterile Erlenmeyerkölbchen zu 100 ccm abgefüllt und nachher bei den genannten Temperaturen, teils im Wasserbad, teils in den Bruträumen aufbewahrt wurde. Die Verarbeitung der verschiedenen Milchproben erfolgte gleichzeitig und in bestimmten Zeitintervallen auf die bis anhin befolgte Art und Weise.

[1]) Weitere Versuche bezüglich des Einflusses von Temperaturen von 30 und 37° C sind beschrieben auf S. 285, 286—287, 320—322, 332—333.

1. Versuch.

Zur Versuchsanstellung gelangte die Milch der Kuh „Waldi". An Hand der nachfolgenden Tabelle 17, welche die zahlenmäßig festgestellten Resultate dieses Versuches zur Darstellung bringt, können wir folgendes bemerken:

Die Milch der Kuh „Waldi", in je einer Probe zu 14, 20, 30 und 37° C gestellt, zeigt im wesentlichen die schon aus den früheren Versuchen bekannten Verhältnisse. Bei 14° C findet der stärkste Keimrückgang statt, auch die Dauer der keimhemmenden Wirkung ist hier am längsten. Erst in der Zeit zwischen 18 und 21 Stunden wird die nach dem Melken festgestellte Keimzahl erreicht und bei 21 Stunden Aufbewahrungszeit um ca. 25 % übertroffen. Aber auch späterhin, bis nach 27stündiger Aufstellung der Milch bei 14° C erfährt der Bakterienreichtum keine bedeutende Steigerung.

Tabelle 17.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch bei			
	14° C	20° C	30° C	37° C
Sofort nach dem Melken	190 000	190 000	190 000	190 000
Nach 3 Stunden .	80 000	110 000	90 000	125 000
„ 6 „ .	72 000	116 000	920 000	4 800 000
„ 9 „ .	74 000	350 000	21 000 000	34 000 000
„ 12 „ .	91 000	2 600 000	77 000 000	geronnen
„ 15 „ .	120 000	11 000 000	geronnen	—
„ 18 „ .	160 000	18 000 000	—	—
„ 21 „ .	240 000	130 000 000	—	—
„ 24 „ .	420 000	geronnen	—	—
„ 27 „ .	500 000	—	—	—
„ 57 „ .	31 000 000	—	—	—

Jene Milchprobe, die bei 20° C auf die quantitative Veränderung der Bakterienflora geprüft wurde, weist eine recht ansehnliche Keimhemmung innerhalb der ersten 6 Stunden nach dem Melken auf. Immerhin ist der Keimrückgang kein so bedeutender wie bei 14° C, und wie schon angetönt, ist er auch wesentlich kürzer befristet als bei letztgenannter Temperatur. Schon nach 9 Stunden ist die anfängliche Bakterienmenge um nahezu 100 % gestiegen und in den folgenden Zeitintervallen findet diese zunehmende Tendenz weitere Bestätigung.

Die Milchprobe bei 30° C weist nach 3 Stunden einen Rückgang der Bakterienzahl um über 50 % auf, ein Zurückgehen, wie wir es ebenso kräftig bei den bisherigen, bei gleicher Temperatur durchgeführten Versuchen noch nie beobachten konnten. (Bisheriges Maximum 37,5 %.) Nach 6 Stunden ist dann allerdings aus diesem Manko an Keimen ein Überschuß von nahezu 500 % hervorgegangen. Dieses Ansteigen hält an bis zur Gerinnung der Milch nach 15 Stunden.

Die zu 37° C gestellte Milchprobe weist nach 3 Stunden eine ganz erhebliche Keimverminderung auf, indem ein Rückgang in der nachweisbaren Bakterienzahl um rund 34 % festgestellt werden konnte. Auch diese Zahl übertrifft die bei den früheren Versuchen gefundenen Werte um ein beträchtliches. In der Zeit zwischen 3 und 9 Stunden nach dem Melken findet dann aber ein gewaltiges Ansteigen der Spaltpilzmenge statt (von 125 000 auf 4,8 und 34 Millionen pro ccm Milch). Schon nach 12stündiger Aufbewahrung im Brutraum bei 37° C erfolgte gallertartige Gerinnung der Milch.

2. Versuch.

Zur Verwendung gelangte die Milch der Kuh „Schäfli“. Der Versuch ergab folgendes (siehe Tabelle 18):

Während in Versuch 1 eine relativ keimreiche Milch zur Versuchsanstellung herangezogen wurde, haben wir es in vorliegendem Falle mit einer Milch zu tun, die wir als mäßig bakterienhaltig bezeichnen dürfen.

Die Probe bei 14° C weist ähnlich derjenigen im eben besprochenen Versuche 1 eine kräftige und lang andauernde bakterizide Wirkung auf. Diese bakterizide Phase findet erst zwischen 21 und 24 Stunden nach dem Melken ihren Abschluß, und auch späterhin, bis 33 Stunden nach der Gewinnung, ist die Keimzunahme nur eine recht mäßige zu nennen. Die Intensität des Zurückgehens der Keimzahl ist, in Prozenten der ursprünglichen Bakterienmenge ausgedrückt, eine etwas weniger starke als beim vorhergehenden Versuch, immerhin beträgt

Tabelle 18.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch bei			
	14° C	20° C	30° C	37° C
Sofort nach dem Melken	34 000	34 000	34 000	34 000
Nach 4 Stunden .	23 000	14 000	24 000	41 000
„ 7 „ .	16 000	33 000	1 160 000	3 400 000
„ 10 „ .	19 000	37 000	5 000 000	69 000 000
„ 13 „ .	21 000	12 000	49 000 000	nach 12 St.
„ 17 „ .	17 000	120 000	nach 16 St.	geronnen
„ 21 „ .	32 000	13 000 000	geronnen	—
„ 24 „ .	80 000	74 000 000	—	—
„ 27 „ .	80 000	132 000 000	—	—
„ 30 „ .	160 000	226 000 000	—	—
„ 33 „ .	190 000	320 000 000	—	—
„ 50 „ .	34 000 000	geronnen	—	—
„ 60 „ .	150 000 000	—	—	—
„ 72 „ . .	1 300 000 000	—	—	—
4 Tagen .	680 000 000	—	—	—

der maximale Keimrückgang etwas mehr als 50 % der nach dem Melken festgestellten Keimmenge (nach 7 Stunden). Ein größerer Bakterienreichtum ist bei dieser Probe erst nach 50, 60 und 72stündiger Aufbewahrung bei 14° C zu konstatieren und namentlich interessant mag erscheinen, daß in der Zeit zwischen 72 und 96 Stunden ein wiederholtes Zurückgehen der Keimzahl von 1300 Millionen auf 680 Millionen beobachtet werden kann. Es scheint, daß offenbar die Anhäufung von Stoffwechselprodukten der Mikroorganismen einen Teil der Bakterien zu schädigen oder sogar abzutöten vermochte.

Die bei 20° C aufbewahrte Milchprobe weist schon nach 4 Stunden eine sehr kräftige, ca. 60 % betragende Keimeinbuße auf. Nach 7 Stunden ist die ursprüngliche Bakterienmenge nahezu wieder erreicht und von da ab findet bis nach 10 Stunden eine Zunahme um 4000 Mikroorganismen statt. Nach 13stündiger Aufbewahrung kann ein nochmaliges tiefgreifendes Zurückgehen der Spaltpilzmenge konstatiert werden (um ca. 65 %). Nach diesem Zeitpunkt setzt rasche Vermehrungstätigkeit der Bakterien ein, die in der Zeit zwischen 33 und 50 Stunden zur Gerinnung der Milch führt.

Erfolgte die Aufbewahrung bei 30° C, so erleidet der Keimgehalt der Milch innerhalb der ersten 4 Stunden eine Einbuße von nahezu 30 % der ursprünglichen

Bakterienmenge. In der Zeit von 4—13 Stunden zeigt sich rasches Ansteigen der Keimzahlen, und schon nach 16 Stunden stellt sich gallertige Gerinnung ein.

Die bei 37° C Aufbewahrungstemperatur geprüfte Milch läßt zwar keine Keimeinbuße feststellen, immerhin können wir aus dem nur langsamen Ansteigen der Bakterienmenge, die nach 4 Stunden erst ca. 20 % des Anfangskeimgehaltes beträgt, auf eine, wenn auch vielleicht nur wenig kräftige und nur kurze Zeit wirksame Bakterizidie schließen. Nach 12stündiger Bebrütung findet gallertige Gerinnung der Milch statt.

ff) Zusammenfassung der Versuchsergebnisse.

Unter Hinweis auf die, anläßlich der Besprechung der verschiedenen Versuchsergebnisse angeführten Bemerkungen ergeben die vorliegenden Versuche, kurz zusammengefaßt, folgendes:

1. Die bei den verschiedenen Temperaturen, 14, 20, 30 und 37° C durchgeführten Versuche, betreffend die Feststellung bakterizider Kräfte in der Milch ergaben überall positive Ergebnisse insofern, als stets ein kräftigeres oder schwächeres Zurückgehen der Keimzahl bzw. eine länger oder kürzer andauernde Hemmung der Keimentwicklung beobachtet werden konnte.

2. Was die Dauer der bakteriziden Phase anbetrifft, so bestehen hinsichtlich der bei den einzelnen Temperaturgraden durchgeführten Versuche folgende Unterschiede:

Bei 14° C beträgt die Dauer im Maximum 21 Stunden nach dem Melken, bei 20° C 18, bei 30° C 5 und bei 37° C 3 Stunden. Die durchschnittliche Dauer des zurückgegangenen Keimgehaltes beträgt bei:

14° C Aufbewahrungstemperatur . . .	19	Stunden
20° C ,, . . .	6,7	,,
30° C ,, . . .	2,3	,,
37° C ,, . . .	2,0	,,

3. Hinsichtlich der Intensität des Keimrückganges bestehen folgende Verschiedenheiten:

Bei 14° C Aufbewahrungstemperatur	im Maximum 62 %,	im Minimum	48,7 %,
,, 20° C ,,	,, ,, 85,7 %,	,, ,,	9,6 %,
,, 30° C ,,	,, ,, 52 %,	,, ,,	3,2 %,
,, 37° C ,,	,, ,, 30 %,	,, ,,	13,7 %

des ursprünglichen Keimgehaltes der Milch nach dem Melken. Hinsichtlich der bei den einzelnen Temperaturgraden festgestellten maximalen Keimabnahmen und der durchschnittlichen Dauer der bakteriziden Phase bestehen gewisse Wechselbeziehungen: Bei 14° C wurde die größte durchschnittliche Dauer der Keimabnahme und gleichzeitig der stärkste prozentuale Rückgang der Bakterienzahl beobachtet; geringere Keimhemmung und geringere Dauer konstatieren wir bei 20° C, mäßige Keimabnahme und entsprechende Dauer der bakteriziden Phase war bei 30° und nur schwacher Keimrückgang, verbunden mit kurzer Hemmungsdauer, wurde bei 37° C festgestellt.

4. Die Ursache der bei den verschiedenen Temperaturgraden hinsichtlich Intensität und Dauer der bakteriziden Phase different

befundenen Ergebnisse glauben wir an Hand der vorliegenden Versuchsresultate zumeist dem begünstigenden oder hemmenden Einfluß der Wärmeverhältnisse auf die Vermehrung der Spaltpilze zuschreiben zu dürfen. Dabei erachten wir es aber nicht als ausgeschlossen, daß die eigentliche spezifische Bakterizidie eine 30—37° C betragende Temperatur niedrigen Wärmegraden vorziehen kann.

---

2. Versuche über die bakteriziden Eigenschaften von tunlichst reinlich (aseptisch) gewonnener Milch.

a) Allgemeines.

Von verschiedenen Autoren ist darauf hingewiesen worden, daß gerade in keimarmer Milch und bei niedriger Temperatur sich die Bakterizidie am deutlichsten zeigt, indem sie sich über relativ lange Zeiträume, bis zu mehreren Tagen erstreckt. Rullmann und Trommsdorff (19) stellten fest, daß der Keimgehalt in besonders reinlich gewonnener Milch bei Zimmertemperatur (15—25° C) nicht zunahm, im Gegenteil stellte ich bei einigen Proben schon innerhalb 5—7 Stunden nach dem Melken ein deutliches Zurückgehen der Keimzahl ein, welches in der folgenden Zeit noch mehr hervortrat, so daß in einer sehr großen Zahl der Fälle der Keimgehalt nach 1, 2, ja selbst nach 3 und in einem Falle noch nach 5 Tagen niedriger befunden wurde, als unmittelbar nach dem Melken. Fand keine Abnahme statt, dann blieb der Keimgehalt während 1—3 Tagen dem anfänglich festgestellten ungefähr gleich.

Unsere im nachfolgenden wiedergegebenen Versuchsresultate erstrecken sich zumeist auf möglichst reinlich gewonnene Milchproben, die bei 16—18° C auf bakterizide Fähigkeiten geprüft wurden. In geringerer Zahl führten wir auch Versuche bei 14, 30 und 37° C durch. In einem späteren Kapitel werden wir Gelegenheit haben, spezielle Untersuchungsmethoden für die Prüfung einer keimarm gewonnenen Milch auf bakterizid wirkende Kräfte bei Einwirkung verschiedener Temperaturgrade kennen zu lernen. Bei den hier zu besprechenden Versuchen haben wir mit dem eigentlichen Zwecke, die bakteriziden Äußerungen einer aseptisch gewonnenen Milch zu verfolgen, noch eine weitere Frage abzuklären versucht. Es ist nämlich in der Literatur schon des öfteren darauf hingewiesen worden, daß der Keimgehalt der Milch, je nachdem letztere aus den ersten, mittleren oder letzten Strahlen einer Zitze entnommen wird, ein ungleicher sei und, daß auch die bakteriziden Äußerungen der aus den verschiedenen Gemelkfraktionen stammenden Milch nicht übereinstimmende seien.

So beobachtete Koning (13), daß bei gebrochenem Melken die ersten Strahlen ungefähr 4mal so viel Keime enthielten, als die mittleren, und daß bei jenen die bakterizide Phase kürzer war, als bei dieser. Die letzten Strahlen waren

wieder etwas bakterienreicher als die mittleren. In welchem Maße die Milch im Euter mit Keimen infiziert ist (zit. nach Weigmann (22)), darüber erhält man erst ein Bild, wenn man sie durch sogenanntes gebrochenes Melken gewinnt. Man hat bei solchem Melken nach vorheriger gründlicher Reinigung und Desinfektion des Euters von außen gefunden, daß vor allem die ersten Partien Milch, die sogenannte Vormilch, stark mit Bakterien behaftet sind. L. Schulz (zit. bei Weigmann (22)) konstatierte in solchem Falle z. B. 50—79 000 Keime in der Vormilch und in den letzten Partien, in der sogenannten Strippmilch, entweder nur mehrere Hundert (550 bzw. 655) oder gar keine Keime. Ähnliche Zahlen erhielten andere Autoren (Gernhardt, Russel, Harrison usw. (zit. nach 22)), und alle stellten zugleich fest, daß es keineswegs so häufig, als man früher annahm, gelingt, nach Abnahme des größten Teiles des Milchertrages keimfreie Milch aus dem Euter zu erhalten. Nach den Untersuchungen von A. Lux (zit. bei 22), scheint es endlich, als ob eine Regelmäßigkeit bezüglich des Keimgehaltes von Vormilch und Strippmilch (letzte Milch) in dem erwähnten Sinne bestände, indem er feststellte, daß — wenigstens beim Melken in gewöhnlicher Weise — die Zahl der Keime in den verschiedenen Teilen des Gemelkes wechselnd bald groß, bald klein sei, und daß auch die Strippmilch mehr Keime enthalten könne, als die Vormilch. Lux hält es für wahrscheinlich, daß die einzelnen, durch Verästelung des Milchkanalsystemes getrennten Partien des Euters verschieden stark mit Bakterien infiziert sind und auch verschiedene Arten von Bakterien enthalten, ferner auch beim Melkakt sich nach und nach erschließen, so daß, je nachdem man die eine oder die andere Euterpartie entleert, größere oder kleinere Mengen von Keimen ermelken kann. Harding und Wilson (9) fanden, daß sich die einzelnen Viertel des Euters durch ungleichen Bakteriengehalt auszeichneten, in den hinteren Vierteln fanden sie durchschnittlich 3mal soviel Keime, als in den vorderen.

Dieser speziellen Frage Rechnung tragend, haben wir eine ganze Reihe bei 16—18° C durchgeführter Versuche angestellt (vgl. S. 292—304).

b) Untersuchungstechnik.

Bei der Gewinnung der Milchproben wird folgendermaßen vorgegangen:

Der Schwanz des Tieres wird festgebunden, Euter und Bauchgegend zuerst mit einem trockenen und nachher mit einem feuchten, sauberen Lappen abgerieben. Die Zitzen sowie die Hände des Melkers werden einer wirksamen Desinfektion mittels 70 %igem Alkohol unterworfen. Die Milch wird von uns persönlich entnommen und so direkt in sterilem Erlenmeyerkölbchen von ca. 100 ccm Inhalt aufgefangen, daß Infektion von außen nach Möglichkeit ferngehalten wird, indem das schräg gehaltene Kölbchen mit seiner Öffnung in möglichste Nähe des Zitzenmundes gebracht wird. Wo bei den jeweiligen Versuchen nichts anderes bemerkt ist, wurde die Milch ungefähr aus der Mitte des Gemelkes einer einzelnen Zitze entnommen. Die erste Verarbeitung der Proben auf Plattenkulturen von gemischtem Zuckeragar geschah an Ort und Stelle in staubfreiem Raum und weiterhin im Laboratorium in der früher beschriebenen Art und Weise.

c) Versuchsergebnisse bei der Gesamtmilch einer Kuh, aufgestellt bei 13, 30 und 37° C.

1. Versuch.

Die Milch stammt von Kuh „Schäfli“ und wurde unter Beachtung aseptischer Kautelen gewonnen und verarbeitet.

Versuchstemperatur: 13° C im strömenden Wasserbade. Die Resultate dieses Versuches sind in Tabelle 19 zusammengestellt und ergeben im wesentlichen folgendes:

Die zum Versuch herangezogene, sehr reinlich gewonnene Milch von Kuh „Schäfli" weist sofort nach dem Melken eine bescheidene Keimzahl auf, was beweist, daß die eingeschlagene Gewinnungsmethode für den hier verfolgten Zweck als richtig erachtet werden darf. Nach dem Melken zu 13° C gestellt, findet in den nachfolgenden Stunden ein teilweise recht beträchtliches Zurückgehen bzw. Zurückbleiben der Keimzahl statt, das selbst nach 36 Stunden betragender Aufbewahrungszeit 37,5 % des anfänglichen Keimgehaltes unmittelbar nach dem Melken beträgt. Nach dieser Zeit tritt die Milch in das Stadium vermehrter Bakterientätigkeit, indem schon nach weiteren 14 Stunden bereits 1 200 000 Spaltpilze gezählt werden können, nach 36 Stunden aber nur 3000 pro ccm Milch.

Tabelle 19.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl	
		absolut	in %
Sofort nach dem Melken .	4 800	—	—
Nach 2 Stunden	3 100	— 1 700	—35,4
„ 4 „	4 500	— 300	— 6,3
„ 6 „	4 900	+ 100	+ 2,1
„ 8 „	1 800	— 3 000	—62,5
„ 10 „	3 300	— 1 500	—31,3
„ 12 „	2 500	— 2 300	—47,9
„ 24 „	2 000	— 2 800	—58,3
„ 30 „	2 100	— 2 700	—56,3
„ 36 „	3 000	— 1 800	—37,5
„ 50 „	1 200 000	+1 195 200	nicht berechnet
„ 60 „	6 300 000	+6 295 200	„ „

Diese ansteigende Tendenz hält auch weiterhin an, indem bei 60 Stunden dauerndem Aufstellen der Milch im Wasserbade über 6 Millionen Bakterien pro Kubikzentimeter Milch festgestellt werden können. Offenbar haben im Konkurrenzkampfe, den die Bakterien gegenseitig führen, die psychrophilen bzw. psychrotoleranten — kälteliebenden bzw. kälteertragenden — Spaltpilze die Oberhand gewonnen und sind nun in der Lage — teilweise wohl auch zufolge Nachlassens der bakterizid wirkenden Kräfte —, sich rasch zu vermehren. In der Tat gibt uns das mikroskopische Bild, das die zu den verschiedenen Zeiten angelegten Zuckeragarplatten bieten, in dieser Beziehung Recht, indem mit zunehmendem Alter der Prozentsatz an psychrophilen Bakterien, zumeist der Gruppe der Fluoreszenten angehörend (Bact. fluorescens Flügge und Bact. putidum Flügge) beständig zunimmt.

Die größte Keimabnahme kann nach 8 Stunden beobachtet werden, sie beträgt rund 63 % der sofort nach dem Melken festgestellten Bakterienzahl. Im allgemeinen ist wiederum jenes Schwanken in der Intensität des Zurückgehens der Keimzahl zu beobachten, wie wir es schon früher konstatiert haben, so z. B. beträgt die Abnahme nach 2 stündiger Aufbewahrung bei 13° C 35,4 %, nach 4 Stunden nur 6,3 %, nach 6 Stunden besteht eine schwache Zunahme der Keime von 2,1 %, nach 8 Stunden aber wieder eine kräftige Abnahme der Spaltpilze von 62,5 %. — Auch späterhin schwanken diese Werte ganz beträcht-

lich, was uns darzutun scheint, daß in Wirklichkeit die Keimvernichtung und -Hemmung eine größere ist, als nach Maßgabe der Zahlenwerte angenommen werden kann.[1])

2. Versuch.

Die bei diesem Versuch verwendete Milch stammt von Kuh „Schäfli". Gewinnung und Verarbeitung wie gewöhnlich; Aufbewahrungstemperatur: 30° C im Brutraum. Nachfolgende Tabelle 20, welche die Resultate dieses Versuches zur Darstellung bringt, gibt uns zu folgenden Erörterungen Anlaß:

Tabelle 20.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl	
		absolut	in %
Sofort nach dem Melken .	2 800	—	—
Nach 3 Stunden	1 950	— 850	— 30,4
„ 5 „	2 200	— 600	— 21,4
„ 7 „	24 000	+ 21 200	+ 757,1
„ 9 „	35 600	+ 32 200	+1150
„ 24 „	420 000 000	+419 997 200	

Das Bild, das uns die Zahlen in obiger Zusammenstellung bieten, erinnert ganz an die weiter oben besprochenen Versuche, die wir mittels gewöhnlich ermolkener, ebenfalls bei 30° C aufbewahrter Milch durchführten. Hier wie dort kann in den ersten Stunden nach dem Melken ein ganz beträchtliches Zurückgehen und bald darauf ein rasches Ansteigen der Keimzahl beobachtet werden. Unterschiede bestehen nur insofern, als im vorliegenden Falle das Untersuchungsmaterial einen bedeutend geringeren anfänglichen Bakteriengehalt aufweist, als in den früheren Versuchen, und ferner, daß der Keimrückgang hier etwas länger anhält. Immerhin konnte ja auch bei den früher bei 30° C geprüften Milchproben in einem Fall bis nach 5 Stunden nach dem Melken Keimhemmung beobachtet werden, wobei aber zu bemerken ist, daß der besagte Versuch eine Ausnahme unter seinesgleichen darstellt. Die Intensität des Zurückgehens der Keimzahl ist bei vorliegender, aseptisch gewonnener Milch eine recht bescheidene, 30 % im Maximum betragende, und steht den in früheren Abschnitten besprochenen und eben angedeuteten Resultaten zum Teil bedeutend nach. (Vgl. S. 277—282, 285, 286—287.)

3. Versuch.

Dieser Versuch stellt eine Parallele dar zu dem vorigen Versuch 2, wenigstens was das Ausgangsmaterial anbetrifft. Zum Unterschied von jenem wurde die Milch aber bei 37° C bebrütet. Die Verarbeitung geschah in gewohnter Art. Die Ergebnisse dieses Versuches sind kurz folgende (siehe Tabelle 21):

Bei der vorliegenden, zu 37° C gestellten Milch kann nach 3 Stunden eine nur sehr geringe Keimabnahme festgestellt werden. Schon nach 5 Stunden ist die anfängliche Bakterienzahl um 900 % gestiegen und im Verlaufe der 2 nächsten

[1]) Siehe auch S. 273—276, 305—312, 318—320, 330—332.

Tabelle 21.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch	Zunahme (+) bezw. Abnahme (—) der Keimzahl	
		absolut	in %
Sofort nach dem Melken .	2 800	—	—
Nach 3 Stunden	2 550	— 250	— 8,9
„ 5 „	28 000	+ 25 200	+ 900
„ 7 „	320 000	+ 317 200	+1132,9
„ 9 „	576 000	+ 573 200	—
„ 24 „	580 000 000	+579 997 200	—

Stunden steigt sie um weitere 233 %. Im großen und ganzen wäre dieser Befund also identisch mit den früher besprochenen Versuchsergebnissen bei gewöhnlich ermolkener Milch: Kaum merkliche bis teilweise recht ansehnliche Keimhemmung im Verlaufe der 3 ersten Stunden nach dem Melken und nachheriges rapides Ansteigen der Spaltpilzzahl. (Vgl. S. 277—284, 285, 286—287.)

d) Versuchsergebnisse bei den einzelnen Gemelkfraktionen, aufgestellt bei 16—18° C.

1. Versuch.

Der vorliegende Versuch zerfällt in verschiedene Teilversuche, die durchgeführt wurden, um erstens einmal die bakteriologische Veränderung einer bei 16—18° C aufbewahrten, aseptisch ermolkenen Milch der Kuh „Fleck" und zweitens, um die einschlägigen Veränderungen in der Milch verschiedener Zitzen desselben Euters sowie der verschiedenen Gemelkfraktionen kennen zu lernen. Zu diesem Zwecke wurde so vorgegangen, daß, unter Beobachtung aseptischer Vorsichtsmaßregeln, in je 4 sterile Erlenmeyerkölbchen die ersten, mittleren und letzten 100 ccm Milch der 4 Zitzen eingemolken und sofort auf Zuckeragarplatten verarbeitet wurden. Im weiteren Verlaufe des Versuches wurde die Milch in bestimmten Zeitintervallen der bakteriologischen Untersuchung mittels gemischter Zuckeragarplatten unterworfen, um allfällig bei Zimmertemperatur in die Erscheinung tretende bakterizide Wirkungen feststellen zu können.

a) Milch der Zitze vorn links.

aa. Erste 100 ccm Milch.

Wie Tabelle 22 zeigt, ist die im ccm Milch festgestellte anfängliche Keimmenge eine recht bescheidene, erst nach Verlauf von 30 Stunden bei Zimmertemperatur nimmt letztere höhere Werte an. Wohl ist nach 4stündiger Aufstellung bei 16—18° C eine bescheidene Zunahme an Keimen von 16,6 % zu konstatieren, welche Zunahme aber schon nach 8stündiger Versuchsdauer einem Zurückgehen von 45,2 % gegenüber dem anfänglichen Keimgehalt weichen muß. Nach 12stündiger Einwirkung bakterienhemmender Kräfte sinkt die Keimzahl auf ihren tiefsten Stand, der Rückgang beträgt um diese Zeit 54,7 % der nach dem Melken festgestellten Bakterienmenge. Aber auch nach 15 und 24 Stunden tritt die bakterizide Wirkung der Milch noch sehr deutlich zutage, indem auch dann noch recht ansehnliche Fehlbeträge im Keimgehalt, verglichen mit der Keimzahl un-

Tabelle 22.

Benennung der Probe	Zeit der Versuchsanstellung	Anzahl Bakterien pro ccm Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl	
			absolut	in %
Zitze vorn links, erste 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	4 200	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	4 900	+ 700	+ 16,6
	„ 8 „ . . .	2 300	— 1 900	— 45,2
	„ 12 „ . . .	1 900	— 2 300	— 54,7
	„ 15 „ . . .	2 500	— 1 700	— 40,5
	„ 24 „ . . .	3 100	— 1 100	— 26,2
	„ 30 „ . . .	10 500	+ 6 300	+ 150
	„ 36 „ . . .	7 500	+ 3 300	+ 78,5
Zitze vorn links, mittlere 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	3 800	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	2 900	— 900	— 23,7
	„ 8 „ . . .	3 700	— 100	— 2,6
	„ 12 „ . . .	3 200	— 600	— 15,8
	„ 15 „ . . .	3 600	— 200	— 5,3
	„ 24 „ . . .	10 700	+ 6 900	+ 181,6
	„ 30 „ . . .	84 000	+ 80 200	+ 2 110,5
	„ 36 „ . . .	150 000	+ 146 200	+ 3 847,7
Zitze vorn links, letzte 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	21 300	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	21 800	+ 500	+ 2,3
	„ 8 „ . . .	29 400	+ 8 100	+ 38,0
	„ 12 „ . . .	39 400	+ 18 100	+ 85
	„ 15 „ . . .	39 200	+ 17 900	+ 83,2
	„ 24 „ . . .	44 600	+ 23 300	+ 109,4
	„ 30 „ . . .	99 000	+ 77 700	+ 364,8
	„ 36 „ . . .	180 000	+ 158 700	+ 745

mittelbar nach dem Melken, zu konstatieren sind. In der Zeit zwischen 24 und 30 Stunden tritt rasche Vermehrung der Spaltpilze ein, die kurze Frist von 6 Stunden genügte, um ein Ansteigen der Keimzahl um 150 % zu ermöglichen. Aber auch selbst nach dieser Zeit scheint das Bakterienwachstum noch kein absolut gesichertes zu sein, indem wohl nach 36 Stunden eine ziemlich bedeutende Zunahme der Keimmenge gegenüber der anfänglichen Bakterienzahl, gegenüber der nach 30 Stunden festgestellten aber ein Zurückgehen von 50 % festgestellt werden kann.

Aus Vorstehendem ergibt sich also, daß die ersten 100 ccm Milch aus der Zitze vorn links der Kuh „Fleck" recht kräftige bakterizide Wirkungen auszulösen vermögen. Letztere dauern über 24 Stunden (bei 16—18° C) an und bewirken, bezogen auf die nach dem Melken festgestellte Keimzahl, einen Keimrückgang von 54,7 %.

bb. Mittlere 100 ccm Milch.

Wie die ersten 100 ccm, so weisen auch die mittleren 100 ccm Milch der Zitze vorn links der Kuh „Fleck", bei 16—18° C aufgestellt, recht ansehnliche Keimhemmung bzw. -Vernichtung auf, immerhin ist die Erscheinung bedeutend kürzer befristet und namentlich nicht so kräftig zutage tretend (vgl. Tabelle 22, Mitte). Schon 4 Stunden nach dem Melken wird hier der maximale Rückgang der Keimzahl beobachtet, 23,7 % der ursprünglich nach dem Melken festgestellten Spaltpilzmenge ausmachend; nach 8 Stunden beträgt das Zurückgehen bzw.

Zurückbleiben nur mehr 2,6, nach 12 Stunden wiederum etwas mehr, nämlich 15,8 % der ursprünglichen Keimzahl. Nach 15 Stunden ist annähernd der nach dem Melken festgestellte Bakteriengehalt der Milch zu beobachten, während nach Verfluß von 24 Stunden nach dem Melken ein kräftiges Anwachsen der Spaltpilzzahl eingetreten ist. Nach 30 und 36stündiger Aufstellung der Milch bei Zimmertemperatur ist der Keimgehalt in rascher Zunahme begriffen. Im Vergleich der unter aa. besprochenen Milch (die ersten 100 ccm umfassend) erweist sich die vorliegende als ein mit bedeutend schwächeren bakteriziden Kräften ausgestattetes Drüsensekret.

cc. Letzte 100 ccm Milch.

Hier fällt vor allem der große anfängliche Keimgehalt der Milch auf. Trotzdem die Gewinnung in gleich vorsichtiger Art und Weise, wie bei den beiden vordem besprochenen Milchproben erfolgte, zeigt die vorliegende Milch einen derart hohen Keimgehalt, daß man versucht wäre, den Grund in mangelhaft beobachteter Asepsis bei dem Melkakte zu suchen. Wie wir aber späterhin zu konstatieren in der Lage sind, konnten wir die gleiche Erfahrung auch bei der Milch anderer Zitzen beobachten: Mäßiger bis geringer Bakteriengehalt in den ersten und mittleren 100 ccm und sehr große Bakterienmengen in den letzten 100 ccm Milch.

Wie die diesbezüglichen Zahlen in Tabelle 21 unten ergeben, wies die letzte, aus Zitze vorn links stammende Milch von Kuh „Fleck" keinerlei sichtbare bakterizide Wirkungen auf, indem schon nach 4 Stunden der Aufbewahrung bei 16—18° C ein geringes Ansteigen der Mikrobenzahl bemerkt werden kann. Die Zunahme an Keimen in den nachfolgenden Stunden ist zwar keine rasche; in Prozenten ausgedrückt, wird sie schon nach Verfluß von 24 Stunden von der Milch aus der mittleren Gemelkfraktion übertroffen. Auch nach 30 und 36 Stunden umfassender Aufbewahrung der Milch trifft das eben Gesagte zu.

Können wir auch aus den resultierenden Zahlen keine direkt in die Erscheinung tretende Bakterizidie herauslesen, so ist doch die Vermutung nicht von der Hand zu weisen, daß eine, wenn auch nur geringe Keimhemmung stattgefunden haben dürfte. Es mag hiezu noch bemerkt sein, daß wir einer solchen eventuellen, nicht direkt zahlenmäßig zu beobachtenden Bakterizidie keine große Bedeutung beimessen dürfen, und namentlich wäre es nicht angezeigt, wenn wir das negative Ergebnis dem an und für sich etwas hohen Anfangskeimgehalt der Milch zuschreiben wollten, da wir bei früheren Versuchen, bei denen das Ausgangsmaterial in vielen Fällen bedeutend keimreicher war, als in vorliegendem Versuch, konstatieren konnten, daß trotz des hohen anfänglichen Keimgehaltes die bakteriziden Kräfte weit intensiver und nachhaltiger in die Erscheinung traten.

Der Hauptgrund für das Fehlen einer deutlichen bakteriziden Phase im vorliegenden Falle könnte darin liegen, daß die mit der letzten Milch aus dem Euter kommenden Bakterien sich bereits der bakteriziden Wirkung der Milch mehr oder weniger angepaßt haben, weshalb sie auch nach Verlassen des Euterinnern durch diese Kräfte nicht oder nicht mehr stark beeinflußt werden. Wir könnten aber auch ebenso gut annehmen, daß die zuletzt ermolkene Milch mit geringeren bakteriziden Kräften ausgestattet ist, als das Sekret der ersten und mittleren Gemelkfraktionen.

Die in vorstehender Tabelle 22 enthaltenen Versuchsergebnisse lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Von den 3 Gemelkfraktionen einer Zitze ergab die letztermolkene Milch bedeutend höhere Keimzahlen als das zuerst und in der Mitte ermolkene Sekret.
2. Stärkste und am längsten andauernde bakterizide Wirkungen sind in der erstermolkenen Milch zu beobachten, die mittlere Milch erweist sich bedeutend schwächer bakterizid und die letzten 100 ccm zeigen überhaupt keine direkt in der Keimzahl zum Ausdruck kommende, kräftigere Behinderung des Bakterienwachstums.

b) Milch der Zitze vorn rechts.

aa. Erste 100 ccm Milch.

An Hand der Tabelle 23 können wir folgendes feststellen:

Die verarbeitete Milch erweist sich als kräftig bakterizid wirkend; schon nach 4stündiger Aufbewahrung bei 16—18° C kann ein Keimrückgang von 47,4 % konstatiert werden, welches Zurückgehen dann allerdings nur kurze Zeit anhält, indem die Untersuchung nach weiteren 4 Stunden eine Zunahme an Keimen von 27,3 % ergibt. Nach wiederholtem starkem Rückgang der Spaltpilzmenge nach 12 Stunden um 59,1 % folgt ein nochmaliges Ansteigen, 15 Stunden nach dem Melken, um 27,3 %, welche Zunahme aber nach Verlauf von weiteren 9Stunden einem nochmaligen Zurückgehen von 84,1 % gewichen ist. Selbst nach 30stün-

Tabelle 23.

Bezeichnung der Probe	Zeit der Versuchsanstellung	Anzahl Bakterien pro ccm Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl	
			absolut	in %
Zitze vorn rechts, erste 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	4 400	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	2 300	— 2 100	— 47,7
	„ 8 „ . . .	5 600	+ 1 200	+ 27,3
	„ 12 „ . . .	1 800	— 2 600	— 59,1
	„ 15 „ . . .	5 600	+ 1 200	+ 27,3
	„ 24 „ . . .	700	— 3 700	— 84,1
	„ 30 „ . . .	2 700	— 1 700	— 38,6
	„ 36 „ . . .	6 000	+ 1 600	+ 36,4
Zitze vorn rechts, mittlere 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	2 500	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	1 550	— 950	— 38
	„ 8 „ . . .	1 800	— 700	— 28
	„ 12 „ . . .	7 400	+ 4 900	+ 196
	„ 15 „ . . .	2 800	+ 300	+ 12
	„ 24 „ . . .	22 600	+20 100	+ 804
	„ 30 „ . . .	16 000	+13 500	+ 540
	„ 36 „ . . .	44 000	+41 500	+ 1660
Zitze vorn rechts, letzte 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	14 400	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	28 000	+13 600	+ 94,4
	„ 8 „ . . .	27 000	+12 600	+ 87,5
	„ 12 „ . . .	31 000	+16 600	+ 115,3
	„ 15 „ . . .	38 000	+23 600	+ 163,9
	„ 24 „ . . .	33 200	+18 800	+ 130,5
	„ 30 „ . . .	50 500	+36 100	+ 250,7
	„ 36 „ . . .	76 000	+61 600	+ 427,9

digem Aufbewahren der Milch hält die keimhemmende Wirkung an, das Zurückgehen der Bakterienmenge beträgt hier noch 38,6 %. Späterhin scheint nun die Milch endgültig in das Stadium günstigen Bakterienwachstums überzugehen, indem nach 36 Stunden eine Keimzunahme von 36,4 % der erstmals festgestellten Keimzahl nachzuweisen ist. Immerhin ist es nicht ausgeschlossen, daß bei zeitlich weiterer Ausdehnung dieses Versuches nochmals ein Zurückgehen der Keimzahl erfolgt wäre. Dieser wechselvolle Verlauf der bakteriziden Phase, wie er durch den eben besprochenen Versuch dargetan wird, erinnert an das Ringen zweier ungefähr gleich starker Gegner. Auf der einen Seite stehen die Bakterien, denen die Temperatur und namentlich das Nährsubstrat, die Milch, recht gute Lebensbedingungen schaffen, auf der anderen Seite dagegen die spezifisch bakterizid wirkenden Kräfte, die dem Bakterienwachstum entgegenwirken. Zuerst vermögen nun die bakteriziden Kräfte, eventuell unterstützt durch den für einen Teil der Bakterien gewiß notwendigen Umstand, sich an die Verhältnisse der Milch anpassen zu müssen (z. B. an den veränderten osmotischen Druck), das Bakterienwachstum zu hemmen, nach und nach aber erstarken die Keime dennoch und vermögen sich eine Zeitlang zu vermehren, bis wiederum vielleicht verstärkte bakterizide Wirkungen der Vermehrung entgegentreten, oder andere Bakterienarten durch die veränderten Bedingungen begünstigt, sich langsam zu vermehren beginnen. Nach dem Erlahmen der spezifisch bakterizid wirkenden Kräfte tritt dann endgültig rasche Vermehrungstätigkeit der Spaltpilze ein.

bb. Mittlere 100 ccm Milch.

Die vorliegende Milch erweist sich als ganz erheblich keimärmer, wie diejenige der ersten 100 ccm der gleichen Zitze. Im Gegensatz zu letzterer zeigt sie aber bedeutend schwächere bakterizide Fähigkeiten, denn während dort ein maximaler Keimrückgang von 84,1 % zu verzeichnen ist, beträgt dieser hier nur 38 % der ursprünglich nach dem Melken vorhandenen Bakterienzahl. Aber nicht nur der prozentuale Rückgang der Keimmenge ist bei der mittleren Gemelkfraktion ein bedeutend geringerer, als in der Milch der ersten Strahlen, auch die Dauer der bakteriziden Phase ist eine wesentlich kürzer befristete. Während in der ersten Milch sogar noch nach 30stündiger Aufbewahrung eine um 38,6 % geringere Bakterienmenge festgestellt werden kann, als nach dem Melken, so ist bei der hier besprochenen Probe schon nach 8stündigem Aufstellen bei Zimmertemperatur das letzte Kleinersein der Spaltpilzzahl zu konstatieren. Wir müssen hier allerdings noch bemerken, daß sich bei näherem Zusehen ergibt, daß dennoch auch späterhin bakterizide Wirkungen mit Bestimmtheit in die Erscheinung treten. Während z. B. die Zunahme der nach 12 Stunden festgestellten Keimzahl 196 % der nach dem Melken festgestellten Bakterienmenge ausmacht, beträgt sie nach 15 Stunden nurmehr 12 %, nach 24 Stunden 804 % und sodann nach 30 Stunden 540 %. Im großen und ganzen ließe sich also von der vorliegenden Milch hinsichtlich Äußerung der bakteriziden Wirkungen ungefähr das gleiche sagen, wie bei Besprechung der ersten Gemelkfraktion ausgeführt wurde.

cc. Letzte 100 ccm Milch.

Die Milch des letzten Gemelkteiles zeigt bedeutend größeren Keimreichtum, als die beiden Proben aus den ersten bzw. mittleren Gemelkfraktionen. In absoluten Zahlenwerten treten hier keine bakteriziden Wirkungen zutage, indem schon nach Verlauf von 4 Stunden nach dem Melken recht ansehnliche Keimzunahme zu konstatieren ist (um 94,4 %). Besehen wir uns aber die Zahlenreihen

etwas näher, so bemerken wir, daß das Ansteigen der Bakterienmenge kein gleichmäßiges ist, wie z. B. in mit Bakterien geimpfter sterilisierter Milch, sondern daß die gleichmäßige Zunahme des öfteren Unterbrechungen erleidet. So können z. B. nach 8 und 24 stündiger Aufbewahrung der Milchproben bei Zimmertemperatur kleinere Keimzunahmen konstatiert werden, als nach 4 bzw. 15 Stunden. Es beweist dies, daß das Bakterienwachstum durch irgend einen Faktor gehemmt werden muß. Hiefür spricht auch der Umstand, daß die zum Versuche herangezogene Milch, trotzdem sie schon bald nach der Gewinnung Keimzunahme aufweist, im Verlaufe der nachfolgenden 36 Stunden, in Prozenten ausgedrückt, den 4. Teil des Zuwachses an Spaltpilzen der Milch aus der Mitte des Gemelkes aufweist (+ 427,9 und + 1660 %). Hier könnte wohl der Einwand geltend gemacht werden, daß zufolge anfänglich relativ hoher und rasch ansteigender Bakterienzahl, ungünstige Wachstumsbedingungen — z. B. Anhäufung von Stoffwechselprodukten der Bakterien — für die Milchkeime entstanden seien und daß demzufolge die Vermehrungstätigkeit der Spaltpilze gehemmt würde. Demgegenüber können wir aber darauf hinweisen, daß wir bei vielen zum Teil oben besprochenen Versuchen beobachten konnten, daß trotz oft bedeutend höheren Keimzahlen der als Ausgangsmaterial dienenden Milch, das Bakterienwachstum ein ungemein lebhaftes wurde, sobald bakterizid wirkende Kräfte ausgeschaltet waren.

c) Milch der Zitze hinten links.

aa. Erste 100 ccm Milch.

Die hier zu besprechende Milch (siehe Tabelle 24 oben) zeichnet sich vor allem durch einen sehr niedrigen anfänglichen Keimgehalt und sodann durch äußerst kräftig wirkende bakterizide Eigenschaften aus. Nach 4 stündiger Aufbewahrung der Probe bei Zimmertemperatur ist ein Keimrückgang von über 93,3 % zu konstatieren, ein Zurückgehen, wie es ebenso kräftig bis anhin noch nie beobachtet werden konnte. Im Verlaufe 4 bzw. 8 weiterer Stunden findet eine mäßige Keimvermehrung statt, immerhin ohne daß der nach dem Melken festgestellte Keimgehalt erreicht würde. Nach 15 stündigem Aufstellen bei 16—18 °C tritt wiederum ein starkes Zurückgehen der Spaltpilzzahl ein (60 %), worauf von diesem Zeitpunkte an dann aber eine stetige Zunahme der Keimmenge erfolgt. Die zum Versuche herangezogene Milch kann also kurz folgendermaßen charakterisiert werden: Bei sehr geringem anfänglichen Keimgehalt findet ein überaus kräftiges Zurückgehen der Bakterienzahl im Verlaufe der ersten 4 Stunden nach dem Melken statt, hierauf tritt etwelches Wachstum der Spaltpilze im Verlaufe weiterer 8 Stunden ein, nach 15-stündiger Aufbewahrung stellt sich nochmaliges kräftiges Zurückgehen und dann ein endgültiges Ansteigen der Keimmengen ein.

bb. Mittlere 100 ccm Milch.

Wie die Mitte der Tabelle 24 zeigt, beträgt die nach dem Melken festgestellte Keimmenge das Doppelte der in der Milch der ersten Gemelkfraktion gefundenen Spaltpilzmengen. Dieser höhere Keimgehalt kann aber dennoch als ein recht bescheidener bezeichnet werden. Bakterizide Einwirkungen sind bis nach 15 stündiger Aufbewahrung der Probe zu beobachten, da bis nach Verfluß dieser Zeit die jeweils festgestellten Keimmengen den anfänglichen Gehalt der Milch an Spaltpilzen nicht zu erreichen vermochten. Im Vergleich zu der unter aa. besprochenen Milchprobe sind aber die keimhemmenden Wirkungen bedeutend schwächere, indem das Maximum des Rückganges nur 60 % gegenüber mindestens 93,3 % in der genannten Milchprobe beträgt. Zudem tritt in der Zeit zwischen

Tabelle 24.

Bezeichnung der Probe	Zeit der Versuchsanstellung	Anzahl Bakterien pro ccm Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl	
			absolut	in %
Zitze hinten links, erste 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	750	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	weniger als 50	— über 700	— über 93,3
	„ 8 „ . . .	500	— 250	— 33,3
	„ 12 „ . . .	700	— 50	— 6,6
	„ 15 „ . . .	300	— 450	— 60
	„ 24 „ . . .	1 000	+ 250	+ 33,3
	„ 30 „ . . .	2 500	+ 1 750	+ 233,3
	„ 36 „ . . .	4 000	+ 3 250	+ 433,3
Zitze hinten links, mittlere 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	1 500	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	1 350	— 150	— 10
	„ 8 „ . . .	800	— 700	— 46,6
	„ 12 „ . . .	600	— 900	— 60
	„ 15 „ . . .	900	— 600	— 40
	„ 24 „ . . .	2 500	+ 1 000	+ 66,6
	„ 30 „ . . .	15 000	+ 13 500	+ 900
	„ 36 „ . . .	40 500	+ 39 000	+ 2 600
Zitze hinten links, letzte 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	5 800	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	7 700	+ 1 900	+ 32,8
	„ 8 „ . . .	8 600	+ 2 800	+ 48,3
	„ 12 „ . . .	10 300	+ 4 500	+ 77,4
	„ 15 „ . . .	11 000	+ 5 200	+ 89,7
	„ 24 „ . . .	10 500	+ 4 700	+ 81,0
	„ 30 „ . . .	37 000	+ 31 200	+ 537,9
	„ 36 „ . . .	128 000	+ 122 200	+ 2 106,9

15 und 36 Stunden bedeutend kräftigere Keimvermehrung ein, als im entsprechenden Zeitraum bei der genannten Milch.

cc. Letzte 100 ccm Milch.

Die hier gewonnenen und in Tabelle 24 unten zusammengestellten Zahlen haben große Ähnlichkeit mit den Befunden bei der entsprechenden Milch der Zitzen vorn links und vorn rechts. Von Anfang an findet ein Ansteigen der Keimmengen statt, doch wiederum nur in recht geringem Grade. In der Regel schwach ansteigend, vermag die Spaltpilzmenge nach 24 Stunden die anfänglich festgestellte Mikrobenzahl nur um 81 % zu übertreffen, was beweist, daß immerhin keimhemmende Momente gewirkt haben müssen, ansonst die Vermehrung der Spaltpilze eine weit intensivere gewesen wäre. Erst in der Zeit zwischen 24 und 30 Stunden setzt ergiebige Vermehrungstätigkeit ein, so daß die Keimzahlen dementsprechend rasch höhere Werte annehmen.

d) Milch der Zitze hinten rechts.

aa. Erste 100 ccm Milch.

Bei einem, verglichen mit der Milch der anderen Zitzen, relativ hohen anfänglichen Keimgehalt (vgl. Tabelle 25 oben), zeigt die vorliegende Milchprobe während voller 24 Stunden recht kräftig bakterizid wirkende Merkmale, die sich im besonderen darin äußern, daß der nach dem Melken festgestellte Bakterien-

Tabelle 25.

Bezeichnung der Probe	Zeit der Versuchsanstellung	Anzahl Bakterien pro ccm Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl	
			absolut	in %
Zitze hinten rechts, erste 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	3 500	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	1 600	— 1 900	— 54,8
	„ 8 „ . . .	3 200	— 300	— 8,5
	„ 12 „ . . .	3 600	+ 100	+ 2,8
	„ 15 „ . . .	1 200	— 2 300	— 65,7
	„ 24 „ . . .	700	— 2 800	— 80
	„ 30 „ . . .	5 000	+ 1 500	+ 48,8
	„ 36 „ . . .	4 500	+ 1 000	+ 28,5
Zitze hinten rechts, mittlere 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	4 150	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	4 100	— 50	— 1,2
	„ 8 „ . . .	2 200	— 1 950	— 47
	„ 12 „ . . .	1 750	— 2 400	— 57,8
	„ 15 „ . . .	1 900	— 2 250	— 54,2
	„ 24 „ . . .	3 600	— 550	— 13,2
	„ 30 „ . . .	13 500	+ 9 350	+ 225,3
	„ 36 „ . . .	22 000	+ 17 850	+ 430,1
Zitze hinten rechts, letzte 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	11 000	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	12 400	+ 1 400	+ 12,7
	„ 8 „ . . .	17 700	+ 6 700	+ 60,9
	„ 12 „ . . .	15 400	+ 4 400	+ 40
	„ 15 „ . . .	17 300	+ 6 300	+ 57,2
	„ 24 „ . . .	16 500	+ 5 500	+ 50
	„ 30 „ . . .	48 000	+ 37 000	+ 336,4
	„ 36 „ . . .	121 000	+ 110 000	+ 1 000

gehalt im Verlaufe eines Tages nicht nur auf gleicher Höhe bleibt, sondern verschiedentlich ganz bedeutend zurückgeht. Merkwürdigerweise ist die Keimhemmung nach erstmaligem, deutlichen und kräftigen Eintreten im Verlaufe der ersten 4 Stunden, nach weiteren 4 bzw. 8 Stunden ganz schwach, oder sogar der gegenteiligen Tendenz gewichen; nach 15 bzw. 24stündiger Aufbewahrung jedoch tritt die Keimverminderung in verstärktem Maßstabe wieder auf, indem sie 65,7 bzw. 80 % des Anfangsgehaltes an Spaltpilzen ausmacht. Nach dieser Zeit (30 Stunden) ist eine rund 50 % betragende Zunahme der Keimmenge zu konstatieren, die nach weiteren 6 Stunden wiederum um ca. $^1/_3$ kleiner ausfällt.

Zusammenfassend können wir also bei dieser Milch, die der ersten Gemelkfraktion der Zitze hinten rechts entspricht, feststellen, daß offenbar recht bedeutende bakterizide Kräfte in ihr wirksam sind, die dem Wachstum der Bakterien mit Erfolg entgegentreten, in dem Sinne, daß sie nicht nur die Vermehrungstätigkeit der Spaltpilze mehr oder weniger stark unterdrücken, sondern auch eine Dezimierung der vorhandenen Bakterien bewirken.

bb. Mittlere 100 ccm Milch.

Diese Milch, die sich von der eben besprochenen nur durch einen um wenige Hundert Keime höheren anfänglichen Bakteriengehalt auszeichnet, zeigt bezüglich bakterizider Äußerungen doch wesentliche Verschiedenheiten. Was bei Betrachtung der Zahlenreihen namentlich auffällt (siehe Tabelle 25 Mitte), ist

der sehr geringe Keimrückgang innerhalb der ersten 4 Stunden nach dem Melken. Späterhin nimmt dann allerdings das Zurückgehen der Keimmengen höhere prozentuale Werte an. Die Dauer der bakteriziden Phase ist eine recht beträchtliche und kann noch nach 24 Stunden deutlich beobachtet werden. Nach diesem Zeitpunkt ist keine deutliche Hemmung des Bakterienwachstums mehr zu beobachten, so daß die Keimzahlen innerhalb weiterer 12 Stunden recht bedeutende Zunahmen erfahren.

cc. Letzte 100 ccm Milch.

Auch in diesem Falle ist, übereinstimmend mit den Befunden in den entsprechenden Milchproben der übrigen Zitzen keine, durch sinkende Keimzahlen wahrnehmbare bakterizide Tätigkeit der Milch nach 4, 8 usw. Stunden zu konstatieren. Wie wir aber schon bei anderer Gelegenheit dargetan haben, ist auch hier eine gewisse Hemmung des Spaltpilzwachstums daran zu erkennen (siehe Tabelle 25 unten), daß die eingetretene Vermehrung der Keime nicht in dem Maße fortschreitet, wie das gewöhnlich der Fall zu sein pflegt, wenn die gleichen, sich in Frischmilch vorfindenden Spaltpilze in pasteurisierte oder sterilisierte Milch eingeimpft werden. Wir werden späterhin Gelegenheit haben, auf diese Erscheinung zurückzukommen.

e) Zusammenfassung der bei den einzelnen Gemelkfraktionen erzielten Untersuchungsresultate

(gleichzeitig Zusammenfassung der gesamten Ergebnisse des Versuches 1).

An Hand der erhaltenen, in Tabelle 26 zusammengestellten Zahlen können wir folgendes hervorheben:

Der Keimgehalt der Milch aus den verschiedenen Zitzen und Gemelkteilen eines Tieres ist ein verschiedener. Die Zitze hinten links lieferte sowohl in den ersten, wie den mittleren und letzten 100 ccm Milch ein Sekret, das hinsichtlich Keimreichtum wesentlich hinter dem Ergebnis der übrigen 3 Zitzen zurückstand. Bei allen Zitzen erwies sich die zuletzt ermolkene Milch als am bakterienreichsten, indem sie das 3—7fache an Spaltpilzen gegenüber der Milch der ersten oder mittleren Gemelkfraktion nachweisen ließ. Die Milchproben des ersten und des mittleren Gemelkteiles verhielten sich bezüglich ihres Keimgehaltes recht verschieden, die vorderen beiden Viertel zeigten in den ersten 100 ccm Milch höhere Mikrobenzahlen als in der Mitte des Gemelkes, bei den hinteren Zitzen war das Gegenteil der Fall.

Bezüglich bakterizider Äußerungen der Milch aus den verschiedenen Zitzen bestehen etwelche Verschiedenheiten. So zeigt z. B. die Milch aus der Zitze hinten links nach 4—15 Stunden den stärksten prozentualen Rückgang der Keimmenge in den ersten und mittleren Teilen des Gemelkes, die letzten 100 ccm Milch der gleichen Zitze lassen dagegen nach 30 bzw. 36 Stunden die maximale erreichte prozentuale Keimzunahme konstatieren. Besser übereinstimmende Ergebnisse liefern jene Zahlen, welche die Intensität der Bakterizidie der Milch in den einzelnen Gemelkteilen angeben. Hier sehen wir, daß die ersten 100 ccm einer

Tabelle 26.

Gemelkfraktion	Zeit der Versuchsanstellung	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) des Keimgehaltes in Prozenten des ersten Befundes bei			
		Zitze vorn links	Zitze vorn rechts	Zitze hinten links	Zitze hinten rechts
Erste 100 ccm Milch		**4 200**[1]	**4 400**	**750**	**3 500**
	Nach 4 Stunden .	+ 16,6	— 47,7	— über 93,3	— 54,8
	„ 8 „ .	— 45,2	+ 27,3	— 33,3	— 8,5
	„ 12 „ .	— 54,7	— 59,1	— 6,6	+ 2,8
	„ 15 „ .	— 40,5	+ 27,3	— 60	— 65,7
	„ 24 „ .	— 26,2	— 84,1	+ 33,3	— 80
	„ 30 „ .	+ 150	— 38,6	+ 233,3	+ 48,8
	„ 36 „ .	+ 78,5	+ 36,4	+ 433,3	+ 28,5
Mittlere 100 ccm Milch		**3 800**	**2 500**	**1 500**	**4 150**
	Nach 4 Stunden .	— 23,7	— 38	— 10	— 1,2
	„ 8 „ .	— 2,6	— 28	— 46,6	— 47
	„ 12 „ .	— 15,8	+ 196	— 60	— 57,8
	„ 15 „ .	— 5,3	+ 12	— 40	— 54,2
	„ 24 „ .	+ 181,6	+ 804	+ 66,6	— 13,2
	„ 30 „ .	+2 110,5	+ 540	+ 900	+ 225,3
	„ 36 „ .	+3 847,7	+1 660	+ 2 600	+ 430,1
Letzte 100 ccm Milch		**21 300**	**14 400**	**5 800**	**11 000**
	Nach 4 Stunden .	+ 2,3	+ 94,4	+ 32,8	+ 12,7
	„ 8 „ .	+ 38,0	+ 87,5	+ 48,3	+ 60,9
	„ 12 „ .	+ 85	+ 115,3	+ 77,4	+ 40
	„ 15 „ .	+ 83,2	+ 163,9	+ 89,7	+ 57,2
	„ 24 „ .	+ 109,4	+ 130,5	+ 81,0	+ 50
	„ 30 „ .	+ 364,8	+ 250,7	+ 537,9	+ 336,4
	„ 36 „ .	+ 745	+ 427,9	+ 2 106,9	+1 000

Milch — gleichgültig, welcher Zitze entstammend — die stärkste und in der Regel am längsten andauernde Keimabnahme zu bewirken vermochte. Die Milch aus der Mitte des Gemelkes zeigte ebenfalls bakterizide Wirkung, aber weniger kräftig und meistens auch weniger lange dauernd, während das zuletzt ermolkene Sekret keine direkte Keimeinbuße konstatieren ließ. Wir beobachteten maximalen Keimrückgang und maximale Dauer der Keimhemmung bei den

ersten 100 ccm Milch:

Zitze vorn links	54,7 %	24 Stunden,
„ „ rechts	84,1 %	30 „
„ hinten links . . .	mehr als 93,3 %	15 Stunden,
„ „ rechts . . .	80 %	24 Stunden,

mittleren 100 ccm Milch:

Zitze vorn links	23,7 %	15 Stunden,
„ „ rechts	38 %	8 „
„ hinten links . . .	60 %	15 „
„ „ rechts . . .	57,8 %	24 „

[1]) Die fettgedruckten Zahlen bedeuten den Keimgehalt pro ccm der betreffenden Gemelkfraktion sofort nach dem Melken.

Diese Gegenüberstellung genügt, um den großen Unterschied bezüglich bakterizider Eigenschaften der zuerst ermolkenen Milch und des Drüsensekretes aus den mittleren Milchstrahlen feststellen zu können und, wenn wir hierzu noch beifügen, daß die letzten Gemelkteile zum mindesten kein direktes Zurückgehen der Keimzahlen bewirken konnten, so ist wohl die Schlußfolgerung berechtigt, daß bei vorliegender Milch der Kuh „Fleck" das zuerst ermolkene Sekret am stärksten bakterizid, keimtötend bzw. -hemmend wirkt und daß diese Fähigkeit mit der weiter dauernden Sekretion abnimmt, soweit, bis schließlich in den letzten Teilen des Gemelkes gar keine zahlenmäßig faßbare Bakterizidie wahrzunehmen ist. Zur Erklärung dieser Erscheinung sei darauf hingewiesen, daß die aus der Außenwelt stammenden, in den Zitzenkanal eingedrungenen Bakterien zu Beginn des Melkaktes mit der Milch fortgespült werden und durch die bakterizid wirkenden Faktoren starke Schädigung erfahren, weil sie zufolge kurzen Aufenthaltes im Zitzenkanal des Euters sich nicht an die schädigenden Momente anpassen konnten. Anders dürften sich die Verhältnisse für die in der Milchzisterne und in den feinen bis feinsten Milchkanälen des Euters sich vorfindenden Spaltpilze gestalten. Sie werden erst in den späteren Gemelkfraktionen fortgespült, nachdem sie während mehr oder weniger bedeutenden Zeiträumen Gelegenheit hatten, sich an die spezifischen Verhältnisse der Milch und ihre bakteriziden Faktoren anzupassen, so daß sie nach Verlassen des Euters von der Hemmung weniger betroffen werden.

2. Versuch.

Wir werden uns nach dem in den früheren Abschnitten Gesagten nicht verwundern, zu erfahren, daß die Verhältnisse bezüglich des Keimreichtums und der bakteriziden Eigenschaften der aus den verschiedenen Gemelkteilen der gleichen Zitze entnommenen Milch nicht immer so liegen, wie wir sie an Hand der Zahlenergebnisse des 1. Versuches skizzieren konnten. Die hier zur Verarbeitung gelangte Milch der Kuh „Schäfli" zeigt denn auch ein wesentlich anderes Bild hinsichtlich bakterizider Wirkungen, als die in vorhergehendem Versuch verwendeten Proben, obwohl Gewinnungsweise und Versuchsanstellung die gleichen waren. Wir beschränkten uns in diesem Versuche, dessen Resultate in Tabelle 27 zusammengefaßt sind, auf die Feststellung der einschlägigen Verhältnisse in der Milch der einzelnen Gemelkfraktionen von Zitze vorn rechts bei Kuh „Schäfli".

Die Resultate dieses Versuches, die, wie wir schon bemerkt haben, in Tabelle 27 zusammengestellt sind, ergeben folgendes:

Die aus dem ersten, mittleren und letzten Teil des Gemelkes der Zitze vorn rechts stammende Milch der Kuh „Schäfli" zeichnet sich durch einen von den entsprechenden Befunden beim besprochenen Versuch 1 wesentlich verschiedenen Bakteriengehalt aus. Während bis anhin in der Milch der ersten und mittleren Partien des Gemelkes nicht stark voneinander abweichende Spaltpilzmengen zu konstatieren waren, ist hier der Keimgehalt der mittleren 100 ccm bedeutend

Tabelle 27.

Gemelk-fraktion	Zeit der Versuchs-anstellung	Anzahl nachweisbarer Bakterien pro ccm Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahl	
			absolut	in %
Erste 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	8 000	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	8 400	+ 400	+ 5
	„ 10 „ . . .	8 000	0	0
	„ 12 „ . . .	6 700	— 1 300	— 16,2
	„ 24 „ . . .	8 200	+ 200	+ 2,5
	„ 36 „ . . .	71 000	+ 63 000	+ 630
Mittlere 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	1 100	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	350	— 750	— 68,2
	„ 10 „ . . .	950	— 150	— 13,6
	„ 12 „ . . .	700	— 400	— 36,3
	„ 24 „ . . .	6 400	+ 5 300	+ 481,8
	„ 36 „ . . .	90 000	+ 88 900	+8 081,8
Letzte 100 ccm Milch	Sofort nach dem Melken	8 400	—	—
	Nach 4 Stunden . . .	7 800	— 600	— 7,1
	„ 10 „ . . .	6 800	— 1 600	— 19
	„ 12 „ . . .	5 600	— 2 800	— 33,3
	„ 24 „ . . .	19 400	+ 11 000	+ 131
	„ 36 „ . . .	202 000	+193 600	+2 304,7

kleiner als der der ersten 100 ccm. Auch die letzten 100 ccm, die bis anhin 3—7mal soviel Spaltpilze nachweisen ließen, wie die ersten 100 ccm, zeigen hier nur wenige 100 Mikroorganismen mehr als die ersten Gemelkfraktionen, dagegen beinahe das Achtfache des Keimgehaltes der Milch aus der Mitte des Gemelkes. Auch hinsichtlich der bakteriziden Äußerungen bzw. dem Zurückgehen der Keimzahlen in den ersten Stunden nach dem Melken, erweist sich die vorliegende Milch von derjenigen in Versuch 1 völlig verschieden; während dort nur bei der erstermolkenen und der aus der Mitte des Gemelkes stammenden Milch Keimabnahmen zahlenmäßig zu konstatieren waren, zeigt hier auch die letztermolkene Milch bis nach 12stündiger Aufbewahrung bei 16—18° C starke Einbuße an Spaltpilzen. Auch bezüglich der Intensität des Zurückgehens der Keimzahlen bei der ersten und mittleren Milch bestehen Verschiedenheiten insofern, als bis anhin immer das zuerst ermolkene Sekret bedeutend tiefergreifendere und länger andauernde Keimeinbußen zu verzeichnen hatte, während dies bei der hier in Rede stehenden Milch nicht der Fall ist. Hier wird bei den ersten 100 ccm im Maximum ein Keimrückgang von 16,2 % des anfänglichen Bakteriengehaltes beobachtet, bei den mittleren 100 ccm dagegen 68,2 %. Es ist allerdings zu bemerken, daß selbst nach 36 Stunden bei der erstgenannten Probe noch auf eine Hemmung des Bakterienwachstums aus dem Umstand geschlossen werden kann, daß nach dieser Zeit die Vermehrung der Keime lange nicht in dem Maße fortgeschritten ist, wie bei den beiden übrigen Milchproben. Während hier die Zunahme gegenüber der anfänglichen Keimzahl 630 % beträgt, betragen diese Werte bei der mittleren und letzten Milch 8081,8 bzw. 2304,7 %.

Fassen wir die Ergebnisse dieser Versuche zusammen, so müssen wir auf Grund der Befunde zum Schlusse kommen, daß bestimmte Regeln für die bakteriziden Verhältnisse der Milch

der verschiedenen Zitzen eines Euters und auch der einzelnen Gemelkteile einer Zitze aus unseren Versuchen nicht aufgestellt werden können. Wie die Bakterizidie der Milch hinsichtlich Intensität und Dauer von Tier zu Tier und hier wieder von Melkakt zu Melkakt verschieden sein kann, ebenso werden auch die Verhältnisse bei der Milch der verschiedenen Zitzen eines Euters und der ersten, mittleren und letzten Milch einer Zitze Schwankungen unterworfen sein.

Zusammenfassung der Versuchsergebnisse.

Sowohl bei der aseptisch, wie bei der auf gewöhnliche Art und Weise ermolkenen Milch konnten, mit Ausnahme von 4 Fällen, wo das Ausgangsmaterial aus den letzten Strahlen des Sekretes aller 4 Zitzen eines Tieres stammte, stärker oder schwächer hervortretende bakterizide Wirkungen konstatiert werden.

Am besten wohl lassen sich die Resultate der mit aseptisch ermolkener Milch durchgeführten Versuche charakterisieren, wenn wir sie mit den bei gewöhnlich, doch recht reinlich ermolkenen Milch erzielten Ergebnissen vergleichen.

Die durchschnittliche Dauer der Keimverminderung betrug bei:

	Gewöhnlich ermolkener Milch:	Aseptisch gewonnener Milch:
Bei 13—14 ° C Aufbewahrungstemperatur	19 Stunden	36 Stunden
„ 16—18 ° C	7,6 „	12,7 „
„ 30 ° C	2,3 „	5 „
„ 37 ° C	2,0 „	3 „

Der durchschnittliche, maximale Keimrückgang betrug in Prozenten der sofort nach dem Melken festgestellten Keimzahl bei:

	Gewöhnlich ermolkener Milch:	Aseptisch ermolkener Milch:
Bei 13—14 ° C Aufbewahrungstemperatur	54,6 %	62,5 %
„ 16—18 ° C	42,1 %	40,6 %
„ 30 ° C	19 %	30,4 %
„ 37 ° C	12,6 %	8,9 %

Wie aus vorstehenden Zahlen ersichtlich ist, ist die durchschnittliche Dauer der Keimverminderung bei aseptisch ermolkener Milch bei allen 4 in Anwendung gebrachten Aufbewahrungstemperaturen eine zum Teil bedeutend längere, als beim gewöhnlich ermolkenen Sekret. Große Unterschiede sind namentlich bei 14 und 16—18 ° C betragender Aufbewahrungstemperatur zu konstatieren. Hieraus ist zu schließen, daß wir durch die möglichst reine Gewinnung der Milch in die Lage versetzt werden, die bakterizide Phase wesentlich verlängern zu können.

Hinsichtlich des durchschnittlichen maximalen Keimrückganges bei den verschiedenen Temperaturen scheinen zwischen gewöhnlich ermolkener und aseptisch gewonnener Milch keine bestimmten Unterschiede zu herrschen; bei 13—14° C und bei 30° C weist die aseptisch ermolkene Milch größere prozentuale Keimabnahmen auf, als das auf gewöhnliche Art und Weise gewonnene Sekret, bei 16—18° C und bei 37° C betragender Versuchstemperatur ergeben die gewonnenen Zahlen das Gegenteil.

Resümierend können wir also feststellen, daß die aseptisch gewonnene Kuhmilch, bei verschiedenen Temperaturen aufgestellt, eine länger dauernde bakterizide Phase nachweisen läßt, als auf gewöhnliche Art und Weise, doch recht reinlich ermolkene Milch. Hinsichtlich der Intensität des Keimrückganges vermag die Gewinnungsweise der Milch keine prinzipiellen Unterschiede zu bedingen.

---

3. Spezielle Untersuchungen für die Feststellung bakterizider Eigenschaften der frischen Kuhmilch.

a) Versuch, betreffend den Einfluß tiefer Temperaturen.

In den vorhergehenden Kapiteln hatten wir des öfteren Gelegenheit, darauf hinweisen zu können, daß eine frische, aseptisch, oder aber auch nur auf gewöhnliche Art und Weise ermolkene Milch verschieden starke und auch verschieden lang andauernde Keimhemmungserscheinungen aufweisen kann. Im besonderen konnten wir feststellen, daß vornehmlich bei tiefen Temperaturen (14° C) die Dauer des hintangehaltenen Bakterienwachstums eine wesentlich längere war, als wenn die Milch bei 16—18, 20, 30 oder gar bei 37° C aufbewahrt wurde. Diese Beobachtung an und für sich ist nicht neu, doch bestehen hinsichtlich der Erklärung dieses Verhaltens der Milch bei den verschiedenen Forschern die mannigfachsten Ansichten und Mutmaßungen.

So fand z. B. W. Kuntze (14), daß nach 16stündiger Aufbewahrung einer vorher gekühlten Milch im Eisschrank bei 6—8° der Keimgehalt auf 16,8 % des ursprünglichen Gehaltes sank. Eine noch stärkere Abnahme wurde festgestellt, wenn die Aufbewahrung 40 Stunden dauerte. Kuntze bemerkt hierzu: „Es ergibt sich also eine Bestätigung der bereits von anderen gemachten Wahrnehmung, daß der Keimgehalt einer sehr sauber gewonnenen Milch bei kühler Aufbewahrung in den ersten beiden Tagen keine Zunahme erfährt, sondern eine starke Verminderung erleidet. Man hat diese Erscheinung mit Bakterizidie bezeichnet, Koning spricht von einer „bakteriziden Phase". Zur Erklärung dieser Tatsache wird angenommen, daß der Milch eine ansehnliche keimtötende Eigenschaft zukomme wie dem Blute. Nach meinen Beobachtungen möchte ich jedoch der Auffassung zuneigen, daß es sich unter den eben dargelegten Verhältnissen nicht um eine besondere, der Milch eigentümliche, keimvernichtende Kraft handelt, sondern daß die Keimverminderung in erster Linie bewirkt wird durch Absterben der ursprünglich an die Körpertemperatur angepaßten, weniger widerstandsfähigen Bakterien, welchen das dauernde Verweilen bei niedrigerer Wärme

nicht zusagt. Nach den mitgeteilten Erfahrungen glaube ich, mich also recht skeptisch gegenüber den Angaben jener Forscher verhalten zu müssen, welche behaupten, daß der von ihnen beobachtete Rückgang der Keimzahl in frischgemolkener, bei entsprechend niedriger Temperatur aufbewahrter Milch auf einer derselben innewohnenden bakteriziden Eigenschaft beruhe. Wenn, analog dem Blute, bakterizide Stoffe in der Milch vorhanden sind, so ist doch wohl anzunehmen, daß dieselben erst bei Körpertemperatur, also bei 37—38° wirksamer werden und ihre volle Wirkung entfalten (Versuch von Koning)." Löhnis (16) bemerkt hiezu: „Abgesehen von anderen Bedenken, ist auch hieraus zu entnehmen, daß die Meinung jenes Autors, es handle sich bei den bakteriziden Wirkungen der Milch überhaupt fast nur um Kältewirkungen, dem wirklichen Sachverhalt jedenfalls nicht hinreichend Rechnung trägt." Fuhrmann (7) glaubt, es werde durch zwischen 5 und 10° liegende Aufbewahrungstemperaturen ohne Rücksicht auf bakterizide Wirkungen Keimhemmung eintreten, da hierbei in erster Linie jene Bakterienarten getroffen würden, die ein höheres Temperaturoptimum und nur eine geringe Wachstumsbreite hinsichtlich der Temperatur haben. Kommt dann noch eine bescheidenere Tauglichkeit der Milch als Nährsubstrat dazu, so können zahlreiche Bakterienarten schon ohne jede bakterizide Wirkung mitunter gänzlich ausgeschaltet werden. Grimmer (8) sagt: „Gerade in keimarmer Milch und bei niedriger Temperatur, wo von einem Konkurrenzkampfe der verschiedenen Bakterienarten wohl kaum die Rede sein kann, zeigt sich die physiologische Bakterizidie am deutlichsten, indem sie sich über relativ lange Zeiträume, bis zu mehreren Tagen erstreckt; hier zeigt sich auch die Spezifität des bakterientötenden Agens, indem einzelne Bakterien rasch, andere hingegen nicht oder nur in sehr geringer Menge getötet werden."

Wie die eben angeführten Zitate ergeben, glauben die einen Forscher, daß es sich bei den bei tiefen Temperaturgraden festgestellten bakteriziden Wirkungen der Milch um ihr innewohnende spezifisch keimhemmende Kräfte handle, die bei niedriger Temperatur namentlich deshalb gut zum Ausdrucke gelangen könnten, weil unter den obwaltenden Umständen kein Konkurrenzkampf der Bakterien unter sich stattfinde. Andere Autoren sprechen sich dahin aus, daß die beobachteten Hemmungserscheinungen im Wachstum der Mikroorganismen zum großen Teil, wenn nicht völlig, Kältewirkungen zuzuschreiben seien.

Um einen Beitrag zur Lösung dieser strittigen Fragen zu liefern, führten wir einen Versuch aus, der im folgenden besprochen werden soll.

Einer Gesamt-Durchschnittsmilch von 7 Kühen werden mittels sterilem Erlenmeyerkölbchen 100 ccm entnommen und während 14 Stunden zu 20.° C gestellt. Nach dieser Zeit erfolgt, nach vorherigem guten Durchmischen der gestandenen Milch das Abfüllen in 5 sterile Kölbchen zu je 20 ccm. Hiezu werden nun verschiedene Quantitäten einer frischen, aseptisch gewonnenen Milch gegeben, und zwar in folgenden Mengen:

Kölbchen Nr. 1 bleibt ohne Zusatz von Frischmilch,
„ „ 2 erhält 10 ccm Frischmilch,
„ „ 3 „ 20 „ „
„ „ 4 „ 40 „ „
„ „ 5 bleibt ohne Zusatz von Frischmilch.

Sämtliche Kölbchen werden nach vorangegangener guter Durchmischung (5 Minuten schütteln) quantitativ auf Plattenkulturen von gemischtem Zuckeragar verarbeitet und dann, mit Ausnahme von Kölbchen Nr. 5, das zu 20° C gestellt wird, ins Wasserbad zu 13° C gebracht. In bestimmten Zwischenräumen werden sodann sämtliche Kölbchen gleichzeitig durch Anlegen von Zuckeragarplatten auf ihren Keimgehalt geprüft.

Die ganze, soeben beschriebene Versuchsanordnung hat den Zweck, festzustellen, ob eine frische, mit bakteriziden Fähigkeiten ausgestattete Milch, in kleineren oder größeren Quantitäten zu einer 14 Stunden alten Milch gebracht, welche die bakterizide Phase bereits durchlaufen hat, hier Hemmungserscheinungen im Bakterienwachstum hervorzubringen imstande ist. Die zum Teil tief gewählte Aufbewahrungstemperatur der Milch, bei der dieser Versuch durchgeführt wird, soll uns darüber Aufschluß geben, ob nur Kältewirkungen oder aber spezifisch bakterizid wirkende Kräfte an dem oft beobachteten Keimrückgang die Schuld tragen. Die Kölbchen Nr. 1 und 5, beide ohne Zusatz von Frischmilch, im einen Fall bei 13° C, im anderen dagegen bei 20° C aufbewahrt, können uns zeigen, inwieweit durch den Temperaturunterschied bedingte Keimzahlverschiedenheiten in die Erscheinung treten. Die Resultate des Versuches sind in den Tabellen 28—31 zusammengestellt.

Bemerkungen zu nachstehender Tabelle 28.

Der in der ersten Zahlenreihe der Tabelle zur Darstellung gebrachte Verlauf der Keimveränderungen in der Frischmilch zeigt deutlich eine während der ganzen Versuchsdauer anhaltende Behinderung des Bakterienwachstums. Die zweite Zahlenrubrik stellt die Keimveränderungen in der 14 Stunden alten, ehe-

Tabelle 28.

Zeit der Versuchsanstellung	Keimzahlen pro ccm			
	a) In Frischmilch 13° C	b) In Kölbchen Nr. 1 (gestandene Milch ohne Zusatz von Frischmilch) 13° C	c) In Kölbchen Nr. 5 (gestandene Milch ohne Zusatz von Frischmilch) 20° C	Durch die höhere Temperatur bedingtes Ansteigen der Keimzahl in Kölbchen Nr. 5
9 Uhr morgens	3100	650 000	700 000	—
Nach 2 Stunden	4500	1 090 000	1 800 000	710 000
„ 4 „	4900	1 470 000	3 200 000	1 730 000
„ 6 „	1800	1 900 000	7 800 000	5 900 000
„ 8 „	3300	1 950 000	11 000 000	9 050 000
„ 10 „	2500	2 000 000	38 000 000	36 000 000
„ 24 „	2100	98 000 000	820 000 000	722 000 000

mals bei 20° C aufbewahrten und seit Versuchsbeginn zu 13° C gestellten Milch dar. Der Einfluß der tiefen Temperatur zeigt sich deutlich, wenn wir zum Vergleich die bei 20° C belassene Parallelprobe heranziehen. Während in Kölbchen Nr. 1 bis zur 10. Stunde keine allzustarke Keimvermehrung stattgefunden hat,

schreitet letztere in Kölbchen Nr. 5 mächtig vorwärts, namentlich groß ist der Unterschied nach 10stündiger Versuchsdauer. Während bei Probe Nr. 1 in den letzten 2 Stunden nur ein Zuwachs von 50 000 Keimen stattgefunden hat, beträgt die entsprechende Differenz bei Milch Nr. 5 27 000 000 Keime pro ccm. Dieser Befund zeigt zur Genüge, daß jedenfalls auch bei den Versuchen betreffend die bakteriziden Wirkungen bei tiefen Temperaturen den Kältewirkungen gebührend Rechnung getragen werden muß.

Bemerkungen zu nachstehender Tabelle 29.

Um feststellen zu können, ob eine stattgehabte Keimverringerung in der mit Frischmilch beschickten 14 Stunden alten Milch auf bakterizide Wirkungen der ersteren oder aber nur auf Kältewirkung zurückzuführen sei, griffen wir zu dem Mittel der „berechneten Keimzahl". Was wir hierunter zu verstehen haben, zeigt folgendes Beispiel:

Anzahl Bakterien in der Milch des Kölbchens Nr. 2 zu Versuchsbeginn (durch Plattenaussaat festgestellt) **458 000 Keime.**

Der Inhalt des Kölbchens Nr. 2 besteht aus:

20 ccm einer 14 Stunden alten Milch mit 650 000 Bakterien pro ccm.
+10 ccm einer frischen, aseptisch gewonnenen Milch mit 3 100 Bakterien pro ccm.

Der totale Bakteriengehalt des Kölbchens beträgt somit:

20 × 650 000 = 13 000 000 Keime (in 20 ccm 14 Stunden alter Milch),
+10 × 3 100 = 31 000 „ (in 10 ccm frischer Milch),

im ganzen also 13 031 000 Keime (in 30 ccm Mischmilch).

1 ccm des Milchgemisches enthält

13 031 000 : 30 = **434 366 Keime = „berechnete Keimzahl".**

In gleicher Weise werden diese Werte berechnet nach 2, 4, 6, 8, 10 usw. Stunden, indem jeweilen die Keimzahlen der Frischmilch sowie der 14 Stunden alten Milch nach den entsprechenden Zeitintervallen als Ausgangsmaterial zum Berechnen dienen.

Tabelle 29.

Zeit der Versuchsanstellung	Anzahl Bakterien pro ccm Milch in Kölbchen Nr. 2[1]) (durch Kultur direkt eruiert)	Aus den Keimzahlen von Frischmilch und Kölbchen Nr. 1[2]) pro ccm Milch berechnete Bakterienmenge[3])	Minder-(—) bezw. Mehrgehalt (+) an Bakterien in Kölbchen Nr. 2 gegenüber der berechneten Bakterienzahl
9 Uhr morgens	458 000	ca. 434 400	+ 23 600
Nach 2 Stunden	640 000	„ 728 200	— 88 200
„ 4 „	1 290 000	„ 981 600	+ 308 400
„ 6 „	1 350 000	„ 1 267 300	+ 82 700
„ 8 „	1 680 000	„ 1 301 100	+ 378 900
„ 10 „	3 000 000	„ 1 334 200	+1 665 800
„ 24 „	70 000 000	„ 65 340 000	+4 660 000

[1]) 20 ccm gestandene Milch + 10 ccm Frischmilch.
[2]) Erst 14 Stunden bei 20° C aufbewahrte und dann zu 13° C gestellte Milch.
[3]) Der Ausdruck „berechnete Bakterienmenge" ist in den Bemerkungen zur Tabelle 29 erläutert.

Es ist ohne weiteres klar, daß die auf diese Art und Weise gewonnenen Resultate nur beschränkte Richtigkeit haben können, und liegt es in der Natur der Sache, daß Multiplikationen unter Zuhilfenahme von Faktoren, die nur Annäherungswerte darstellen, keine genauen Zahlenmaterialien zu liefern imstande sind. Bei der Berechnung setzen wir voraus, daß, wenn keine bakteriziden Einflüsse der Frischmilch auf die Keime der 14 Stunden alten Milch einwirken würden, sich die Vermehrung der Spaltpilze ungefähr in gleichem Rahmen vollziehen müßte, wie in den beiden gesondert aufbewahrten Milchproben. Eine Reihe von Faktoren sprechen aber dafür, daß diese gemachte Voraussetzung nicht ohne weiteres immer richtig sein wird. Es sei nur darauf hingewiesen, daß durch die Zugabe von frischer zur gestandenen Milch eine Flüssigkeit resultiert, die in chemischer Beziehung mit keinem der beiden Ausgangsmaterialien übereinstimmt. Dabei kann unter anderem von besonderer Wichtigkeit sein, daß die in der Mischmilch schon in größerer oder kleinerer Menge gebildeten Stoffwechselprodukte der Bakterien verdünnt werden, so, daß die vorhandenen Spaltpilze, zu erneuter Vermehrungstätigkeit angeregt, ein rasches Ansteigen der Mikroorganismenzahl bedingen. Die mit der Frischmilch zugesetzten bakteriziden Stoffe können dabei nur in bescheidener Art und Weise wirken, so daß ihre hemmende Tätigkeit kaum oder gar nicht nachweisbar wird.

Kölbchen Nr. 2, enthaltend 20 ccm einer 14 Stunden alten + 10 ccm einer frischen, aseptisch gewonnenen Milch, läßt bei 13° C Aufbewahrungstemperatur nirgends zahlenmäßig bakterizide Wirkungen konstatieren. Nach 2stündiger Versuchsdauer ist wohl der eruierte Keimgehalt etwas kleiner, als er durch Berechnung aus der nach dieser Zeit in Kölbchen Nr. 1, das gestandene Milch enthält, und aus der im Frischmilchkölbchen gefundenen Bakterienmenge festgestellt werden kann; aber daraus nun bestimmt in die Erscheinung getretene bakterizide Eigenschaften ableiten zu wollen, wäre zu gewagt. Bei den nach 4, 6 usw. Stunden entnommenen Proben wird die durch Berechnung festgestellte Keimmenge stets fort durch die wirklich festgestellte Bakterienzahl übertroffen, und zwar teilweise sehr stark. Bei Berücksichtigung der Fehlergrenzen, welche die Berechnung solcher Werte logischerweise mit sich bringt, ließen sich die oft eingetretenen großen Unterschiede, abgesehen von den oben angegebenen Möglichkeiten durch folgende Überlegung erklären. Es ist in der Bakteriologie zur Genüge bekannt, daß gewisse, die Mikroorganismen stark schädigende oder tötende Gifte, in nur sehr kleinen Mengen den Bakterien verabreicht, weder den Tod, noch Hemmung des Wachstums zur Folge haben, sondern eine Anregung verschiedener Lebensfunktionen bewirken. Eine ähnliche Wirkung wäre nun auch in vorliegender Probe nicht ausgeschlossen. Die frische, mit antibakteriellen Stoffen ausgestattete Milch wird, nur in bescheidenen Mengen der gestandenen Milch einverleibt, die in letzterer intensiv tätigen Mikroben weder abtöten, noch wesentlich hemmen können, wohl aber wird die Dosis unter Umständen stark genug sein, um die Vermehrungstätigkeit der Bakterien anzuregen.

Bemerkungen zu nachstehender Tabelle 30.

Tabelle 30 bietet so ziemlich das gleiche Bild, wie die vorhin besprochene Probe aus Kölbchen Nr. 2. Wiederum ist nach 2stündiger Versuchsdauer der wirkliche Keimgehalt etwas geringer (um ca. 20 %) als der berechnete; von hier an trifft stets der umgekehrte Fall zu, mit Ausnahme des Befundes nach 24 Stunden, der ca. 30 % weniger Keime nachweisen läßt in der Milch des Kölbchens Nr. 3, als durch Rechnung festgestellt werden konnte. Bezüglich der Erklärung dieses

Verlaufes der Keimveränderung verweisen wir auf das anläßlich der Besprechung der Tabelle 29 Gesagte.

Tabelle 30.

Zeit der Versuchsanstellung	Anzahl Bakterien pro ccm Milch in Kölbchen Nr. 3[1]) (durch Kultur direkt nachgewiesen)	Aus den Keimzahlen von Frischmilch und Kölbchen Nr. 1[2]) pro ccm Milch berechnete Bakterienmenge	Minder-(—)bezw. Mehrgehalt (+) an Bakterien in Kölbchen Nr. 3 gegenüber der berechneten Bakterienmenge
9 Uhr morgens	340 000	ca. 327 000	+ 13 000
Nach 2 Stunden	440 000	„ 547 000	— 107 000
„ 4 „	760 000	„ 737 000	+ 23 000
„ 6 „	1 270 000	„ 951 000	+ 319 000
„ 8 „	2 060 000	„ 977 000	+ 1 083 000
„ 10 „	2 120 000	„ 1 001 000	+ 1 119 000
„ 24 „	30 000 000	„ 49 005 000	—19 005 000

[1]) Gestandene Milch mit Zusatz von 20 ccm Frischmilch.
[2]) Erst 14 Stunden bei 20° C und dann zu 13° C gestellte Milch.

Bemerkungen zu nachstehender Tabelle 31.

Kölbchen Nr. 4 mit 20 ccm gestandener + 40 ccm frischer Milch läßt zweifelsohne eine in die Erscheinung getretene bakterizide Wirkung — wenigstens in den ersten 4 Stunden des Versuches — erkennen. Daß die in Zahlenwerten zum Ausdruck kommende keimhemmende Wirkung nicht von längerer Dauer war, mag vielleicht zum Teil seinen Grund darin haben, daß der Anfangskeimgehalt der verwendeten 14 Stunden alten Milch ein etwas hoher war. Durch die große Zahl sehr leistungsfähiger Spaltpilze werden die bakteriziden Kräfte voraussichtlich relativ rasch aufgebraucht und demzufolge ist ihre Wirkung eine nur kurz befristete. Im übrigen Verlauf der Keimveränderungen können von den durch Berechnung festgestellten Ergebnissen keine wesentlichen Unterschiede konstatiert werden; eine Ausnahme macht der nach 24 Stunden eingeleitete

Tabelle 31.

Zeit der Versuchsanstellung	Anzahl Bakterien pro ccm Milch in Kölbchen Nr. 4[1]) (durch Kultur direkt nachgewiesen)	Aus den Keimzahlen von Frischmilch und Kölbchen Nr. 1[2]) pro ccm Milch berechnete Bakterienmenge	Minder-(—)bezw. Mehrgehalt (+) an Bakterien in Kölbchen Nr. 4 gegenüber der berechneten Bakterienmenge
9 Uhr morgens	220 000	ca. 219 000	+ 1 000
Nach 2 Stunden	280 000	„ 366 000	— 86 000
„ 4 „	378 000	„ 493 000	— 115 000
„ 6 „	770 000	„ 635 000	+ 35 000
„ 8 „	740 000	„ 652 000	+ 88 000
„ 10 „	1 020 000	„ 668 000	+ 352 000
„ 24 „	25 000 000	„ 32 673 000	—7 673 000

[1]) Gestandene Milch + 40 ccm Frischmilch.
[2]) Erst 14 Stunden bei 20° C aufbewahrte und dann zu 13° C gestellte Milch.

Versuch, wo die durch die Kultur direkt bestimmte Bakterienmenge rund 25 % weniger Individuen zählt, als durch die Rechnung festgestellt werden konnte. Ob diese Erscheinung irgendwelchen bakteriziden Einflüssen der Frischmilch zuzuschreiben ist, mag dahingestellt bleiben.

Zusammenfassung.

Wenn wir die Resultate der vorstehend besprochenen Versuche durchgehen, so können wir folgendes feststellen:

1. Was zunächst die beiden zur Versuchsanstellung verwendeten, in verschiedenen Mengenverhältnissen gemischten Milchproben, jede für sich allein, anbetrifft, so ist zu sagen, daß die Frischmilch deutliche bakterizide Merkmale aufweist insofern, als die Keimzahl in dieser, im Verlaufe der 24stündigen Versuchsdauer nicht nur auf gleicher Höhe bleibt, sondern teilweise beträchtlich niedrigere Werte annimmt. Die während 14 Stunden bei 20° C aufbewahrte und nun zu 13° C gestellte Milch zeigt mit fortschreitender Versuchsdauer eine stetige Zunahme in ihrem Bakteriengehalt, was beweist, daß allenfalls ursprünglich vorhanden gewesene bakterizide Kräfte inzwischen wirkungslos geworden sind. Besser wird der eben angeführte Schluß dokumentiert, wenn wir die zu 20° C gestellte Parallelprobe in der Veränderung ihres Keimgehaltes verfolgen. Außerdem zeigt sich auch hier der große Einfluß der Temperatur auf die Vermehrungsvorgänge bei den Bakterien, in dem Sinne, daß der Vermehrungskoeffizient ein bedeutend größerer bei 20° C als bei 13° C ist. Dieser Befund scheint uns ein Fingerzeig dafür zu sein, wie wir die bei niedrigen Temperaturgraden zu beobachtenden, langandauernden Hemmungen der Bakterienvermehrung in der Milch zu bewerten haben. Offenbar sind diese Keimhemmungen zum Teil wenigstens auf direkte Kältewirkungen zurückzuführen.

2. Frischmilch und gestandene Milch im Mengenverhältnis 1 : 2 miteinander gemischt und zu 13° C gestellt, zeigen in der Mischung nach 2 Stunden eine niedrigere Keimzahl, als durch Berechnung aus den separat aufgestellten Proben frischer und gestandener Milch festgestellt werden kann. In den übrigen Proben ist, mit Ausnahme von 2 Fällen, die nach 24 Stunden dauerndem Versuch enthoben wurden, die durch den direkten Kulturversuch festgestellte Bakterienzahl zum Teil ganz erheblich größer, als die aus den einschlägigen Zahlen berechnete Keimmenge. Um Wiederholungen zu umgehen, sei hinsichtlich Erklärungsmöglichkeiten für diese Erscheinung auf das in den Bemerkungen zu Tabellen 29—31 Enthaltene verwiesen.

3. Frische und gestandene Milch in den Mengenverhältnissen 1 : 1 und 2 : 1 miteinander gemischt, lassen, namentlich in letzterem Falle, recht deutliche Keimhemmungserscheinungen bzw. bakterizide Wirkungen erkennen. Ein Vergleich der Resultate der 3 verschiedenen Milchgemische mag dies kurz illustrieren:

Der Mindergehalt der Mischmilch des betreffenden Kölbchens verglichen mit der durch Berechnung festgestellten Keimmenge beträgt bei:

Kölbchen Nr. 2 (10 ccm frische + 20 ccm gestandene Milch) nach 2 Stunden ca. 12 %,

Kölbchen Nr. 3 (20 ccm frische + 20 ccm gestandene Milch) nach 2 Stunden ca. 20 %,

Kölbchen Nr. 4 (40 ccm Frischmilch + 20 ccm gestandene Milch) nach 2 und 4 Stunden je ca. 25 %.

Aus diesen Zahlen ist der steigende bakterizide Einfluß vermehrten Frischmilchzusatzes deutlich zu ersehen. Indem wir ohne weiteres zugeben, daß die ganze Versuchsanstellung mit gewissen Fehlerquellen behaftet ist, so glauben wir doch aus diesem Versuch den Schluß ziehen zu dürfen, daß die bakteriziden Kräfte der Milch bei tiefen Temperaturen nicht so intensiv wirksam sind, wie dies vielfach angenommen wird. Es ist bei der richtigen Deutung der Keimabnahme oder der bloßen Keimhemmung in Milch, die bei tiefen Temperaturgraden aufgestellt wird, nicht zu vergessen, daß nicht nur die eigentlich bakterizid wirkenden Stoffe der Milch diese Erscheinung verursachen, sondern daß auch die niedrige Aufbewahrungstemperatur in ihrer wachstumshemmenden Wirkung mit berücksichtigt werden muß.[1])

b) Versuch, betreffend den Einfluß einer Temperatur von 20° C.

Schon früher konnten wir an Hand der Versuchsergebnisse feststellen, daß eine frische, reinlich, in besonderen Fällen auch aseptisch gewonnene Milch, bei Zimmertemperatur (16—18—20° C) aufbewahrt, in den nachfolgenden 6—7 und oft noch mehr Stunden in ihrem Keimgehalt zurückgeht. Gleich wie in dem eben unter a besprochenen Versuch, der bei 13° C zur Durchführung gelangte, wollen wir die entsprechenden Verhältnisse auch bei einer Aufbewahrungstemperatur von 20° C näher verfolgen. Die Versuchsanstellung blieb die gleiche, wie wir sie bereits auf S. 306—307 beschrieben haben, nur trat an Stelle des Wasserbades von 13° C die Aufbewahrung der Proben im Thermostaten bei 20° C. Die erzielten Resultate dieses Versuches sind in den Tabellen 32—35 enthalten.

Bemerkungen zu nachstehender Tabelle 32.

Die Milch des Kölbchens Nr. 1, die später verschiedene Quantitäten Frischmilch beigemischt erhalten soll, hat, wie die Zahlenreihen ergeben, die bakterizide Phase größtenteils durchgemacht, indem konstatiert werden kann, daß nach 2, 4, 8 und 10 Stunden bedeutende Keimzunahmen eingetreten sind. Nach 6stündiger Versuchsdauer ist die Keimzahl allerdings etwas kleiner, als nach 4 Stunden, doch dürfen wir solchen Schwankungen, die fast stets zu verzeichnen sind, keine große Bedeutung zumessen.

Die frische, reinlich gewonnene Milch weist die charakteristischen Merkmale einer in der bakteriziden Phase sich befindenden Milch auf. Wie aus den Zahlen ersichtlich, ist der Keimrückgang in den ersten 4 Stunden des Versuches zwar kein großer, doch treten späterhin recht beträchtliche Keimeinbußen ein. Nach 10stündiger Versuchsdauer kann das stärkste Zurückgehen (ca. 44 %) der anfänglichen Bakterienzahl festgestellt werden.

---

[1]) Siehe auch S. 273—276, 289—291, 318—319, 330—332.

Tabelle 32.

Zeit der Versuchsanstellung	Anzahl Bakterien pro ccm in der 14 Stunden bei 20° C gestandenen Milch des Kölbchens Nr. 1	Anzahl Bakterien im ccm der frischen Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) des Keimgehaltes, bezogen auf den Befund zu Beginn des Versuches	
			14 Stunden alte Milch	frische Milch
9 Uhr morgens .	184 000	32 000	—	—
Nach 2 Stunden .	210 000	30 000	+ 26 000	— 2 000
„ 4 „ .	640 000	28 000	+ 456 000	— 4 000
„ 6 „ .	600 000	21 000	+ 416 000	—11 000
„ 8 „ .	5 400 000	20 000	+ 5 216 000	—12 000
„ 10 „ .	20 000 000	18 000	+19 816 000	—14 000

Bemerkungen zu nachstehender Tabelle 33.

Der Inhalt des Kölbchens Nr. 2. bestehend aus 20 ccm einer 14 Stunden bei 20° C gestandenen + 10 ccm einer frischen, tunlich rein gewonnenen Milch, macht im Verlaufe der 8 stündigen Versuchsdauer nachfolgende Veränderungen durch:

Von Anfang an ist ein Ansteigen der Keimzahl zu beobachten, das zum Teil mäßig rasch, zum Teil sehr langsam erfolgt. Würden wir zur Beurteilung allfällig in die Erscheinung getretener keimhemmender Einflüsse, verursacht durch die in gestandene Milch eingebrachte Frischmilch, nur die durch Kultur festgestellten Keimzahlen heranziehen, so müßten wir zum Schlusse kommen, daß bei dem vorliegenden Milchgemisch eine bakterizide Wirkung zahlenmäßig nicht zu verzeichnen sei. Zu wesentlich anderem Schlusse gelangen wir durch den Vergleich der Keimmengen in der unter gleichen Bedingungen separat aufgestellten frischen und gestandenen Milch. Wir können hierbei konstatieren, daß sich die gemischte Milch des Kölbchens Nr. 2 keineswegs bakteriologisch gleich verhält, wie die beiden genannten Proben. Am besten wird dies illustriert durch

Tabelle 33.

Zeit der Versuchsanstellung	Anzahl Bakterien pro ccm Milch in Kölbchen Nr. 2[1]) (durch die Kultur direkt bestimmt)	Aus den Keimzahlen von Frischmilch u. der Milch des Kölbchens Nr. 1[2]) pro ccm berechnete Keimzahl[3])	Minder- (—) bezw. Mehrgehalt (+) an Bakterien in Kölbchen Nr. 2 gegenüber der berechneten Keimzahl	
			absolut	in %
9 Uhr morgens .	124 000	ca. 133 000	— 9 000	— 6,8
Nach 2 Stunden .	240 000	„ 150 000	+ 90 000	+60,0
„ 4 „ .	320 000	„ 436 000	— 116 000	—26,6
„ 6 „ .	370 000	„ 407 000	— 37 000	— 9
„ 8 „ .	950 000	„ 3 607 000	—2 657 000	—73,7

[1]) 20 ccm während 14 Stunden bei 20° C gestandene + 10 ccm Frischmilch.
[2]) 14 Stunden bei 20° C gestandene Milch.
[3]) Der Ausdruck „berechnete Keimzahl" ist in den Bemerkungen zur Tab. 29 auf S. 308 erläutert.

die beiden letzten Zahlenreihen der Tabelle 33. Dort sehen wir, daß die Differenz zwischen der berechneten und der wirklich festgestellten Keimzahl zu Beginn des Versuches ein Minus von 6,8 % zu Lasten der in Kölbchen Nr. 2 festgestellten Spaltpilzmenge ergibt. Nach 2stündiger Versuchsdauer kehrt sich dieses Verhältnis um, indem durch die Kultur 60 % mehr Keime nachgewiesen werden können, als sich nach Maßgabe der Berechnung hätten ergeben müssen. Die eingebrachte Frischmilch hat demnach offenbar anfänglich eine Steigerung der sich sowieso kräftig gestaltenden Vermehrungstätigkeit der Bakterien hervorgerufen. Diese starke Vermehrung der Spaltpilze dauert aber nur kurze Zeit, indem schon nach weiteren 2 Stunden das vorherige Plus von 60 % einem Minus von 26,6 % gewichen ist. Das gleiche ist zu sagen nach 6stündiger Versuchsdauer, nur beträgt hier das Minus gegenüber der berechneten Keimmenge nur 9 %. Sehr groß wird die diesbezügliche Differenz nach 8stündiger Versuchsdauer. indem nach dieser Zeit durch die Kultur ca. 74 % weniger Spaltpilze nachweisbar sind im Milchgemisch, als die berechnete Zahl voraussehen ließ. Ohne Zweifel haben mehr oder weniger kräftig bakterizid wirkende Stoffe der eingebrachten Frischmilch dem raschen Keimwachstum in der zu Beginn des Versuches schon 14 Stunden alten Milch Einhalt geboten. Dem Einfluß dieser bakteriziden Kräfte ist es wohl zuzuschreiben, wenn die Vermehrung der Spaltpilze in der gemischten Milch eine langsame geworden ist. Ziehen wir zum Vergleiche das Verhalten der frischen Milch heran, so sehen wir, daß diese anfänglich nicht stark ausgeprägte bakterizide Merkmale aufweist, sondern, daß diese sich erst in der Zeit zwischen 4 und 10 Stunden kräftig entfalten. Demzufolge kann es nicht wundernehmen, wenn auch in der mit Frischmilch versetzten, gestandenen Milch ungefähr gleiche Resultate erzielt werden, dahingehend, daß anfänglich die bakterizide Wirkung nur schwach oder gar nicht beobachtet werden kann, später aber, namentlich nach 8 Stunden umfassender Einwirkungszeit kräftig hervorzutreten vermag.

Bemerkungen zu nachstehender Tabelle 34.

Wie aus den vorstehend besprochenen Resultaten hervorgeht, vermochte ein Zusatz von 10 ccm einer frisch ermolkenen, bakterizide Eigenschaften zeigenden Milch, zu 20 ccm einer 14 Stunden alten Milch, zum Teil stark vermindertes Keimwachstum, ja sogar ein Abtöten von Spaltpilzen zu bewirken. Sofern diese Feststellung tatsächlich auf die bakterizide Kraft der Frischmilch zurückzuführen ist, ergibt sich für den hier zu besprechenden Versuch, wo statt 10, 20 ccm Frischmilch der 14 Stunden alten Milch beigegeben wurden, die notwendige Folge, daß hier ähnlich kräftige, wenn nicht noch intensivere Hemmungserscheinungen zutage treten müssen. Wie die Zahlenreihen in Tabelle 34 ergeben, wird diese Forderung erfüllt, indem teilweise sehr kräftig einsetzende Behinderung des Spaltpilzwachstums und ein Vernichten von Zellen eintritt. Nach 2 Stunden ist, gleich wie beim vorhergehenden Versuch, eine wesentlich höhere Keimzahl zu konstatieren, als die Berechnung ergibt. Dieses Plus weicht aber nach weiteren 2 Stunden einem Minus von ca. 69 %. Im Verlauf der zwei nächsten Stunden verändert sich dieses Verhältnis nur wenig, indem noch 61 % weniger Keime gezählt werden können, als die Rechnung ergibt. Nach 8stündiger Versuchsdauer wird die größte Differenz zwischen der durch die Kultur nachgewiesenen und der berechneten Bakterienmasse konstatiert, das Minus zugunsten der gemischten Milchprobe beträgt hier 94,4 %. Diese bedeutenden Unterschiede in den Keimzahlen lassen nunmehr kaum Zweifel mehr darüber aufkommen, daß die Keimhemmung bzw. -Abnahme zum mindesten zu einem großen Teil dem Einfluß der frischen, bak-

Tabelle 34.

Zeit der Versuchsanstellung	Anzahl Bakterien pro ccm Milch in Kölbchen Nr. 3[1]) (durch die Kultur direkt bestimmt)	Aus den Keimzahlen von Frischmilch u. der Milch des Kölbchens Nr. 1[2]) pro ccm berechnete Keimzahl	Minder- (—) bezw. Mehrgehalt (+) an Bakterien in Kölbchen Nr. 3 gegenüber der berechneten Keimzahl	
			absolut	in %
9 Uhr morgens .	123 000	ca. 108 000	+ 15 000	+13,9
Nach 2 Stunden .	160 000	,, 120 000	+ 40 000	+33
,, 4 ,, .	104 000	,, 334 000	— 230 000	—68,8
,, 6 ,, .	120 000	,, 311 000	— 191 000	—61,1
,, 8 ,, .	150 000	,, 2 710 000	—2 560 000	—94,4

terizid wirkenden Milch zuzuschreiben ist. Es sei hier noch bemerkt, daß von anderer Seite schon verschiedentlich darauf hingewiesen wurde, daß beim Einimpfen von Bakterien in frische, rein gewonnene Milch ein Konkurrenzkampf entsteht zwischen den neu zugefügten und den der Milch schon innewohnenden Mikroorganismen. Da bei unserer Versuchsanstellung, genau betrachtet, ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie wenn Aufschwemmungen von bestimmten Bakterien der frischen Milch eingeimpft werden, so könnte leicht der Einwand erhoben werden, daß gerade diese Verhältnisse die Schuld daran tragen, wenn andere Ergebnisse resultierten, als die Berechnung voraussehen ließ. Einem solchen eventuellen Einwurf können wir entgegenhalten, daß in unserem Falle von einem eigentlichen Konkurrenzkampf der Bakterien nicht die Rede sein kann, und zwar aus folgender Überlegung: Beide zur Versuchsanstellung verwendeten Milchproben entstammen dem gleichen Euter, und bei ihrer Gewinnung sind die nötigen Vorsichtsmaßregeln getroffen worden, um nur diejenige Bakterienflora in der Milch zu erhalten, die als Bewohner des Zitzenkanales und des Euterinnern bekannt ist. Als derartige Bewohner konnten wir stets fast ein Heer von verschiedenartigen Kokken feststellen, welche auch in den vorliegenden beiden Milchproben das Hauptkontingent der Mikroflora ausmachten. Daß nun diese Kokken — die sich im übrigen, wie später gezeigt werden wird, während des ganzen Versuches in ungefähr gleichem Verhältnis in den Milchproben behaupteten — beim Zusammenfluß zweier gleich veranlagten Spaltpilzfloren einander nicht wesentlich bekämpfen werden, ist sehr wahrscheinlich. Hiefür spricht auch der Befund nach 2stündiger Versuchsdauer, der schon nach dieser Zeit eine sehr intensive Vermehrungstätigkeit der Bakterien konstatieren läßt. Wenn da überhaupt ein Konkurrenzkampf stattgefunden hat, so war dieser zum mindesten von sehr untergeordneter Bedeutung.

Bemerkungen zu nachstehender Tabelle 35.

Wie bei den beiden schon besprochenen Milchgemischen, so ist auch in der vorliegenden Probe des Kölbchens Nr. 4 (20 ccm gestandene + 40 ccm frische Milch) Keimhemmung und teilweise zahlenmäßig eruierbarer Bakterienrückgang zu beobachten. Bis zu 4stündiger Versuchsdauer vermag sich der Bakteriengehalt etwas zu erhöhen, um dann aber in den nächsten 2 Stunden um ca. 53 %

[1]) 20 ccm 14 Stunden alte + 40 ccm frische Milch.
[2]) 14 Stunden bei 20° C gestandene Milch.

Tabelle 35.

Zeit der Versuchsanstellung	Anzahl Bakterien pro ccm Milch in Kölbchen Nr. 4[1]) (durch die Kultur direkt nachgewiesen)	Aus den Keimzahlen von Frischmilch u. der Milch des Kölbchens Nr. 1[2]) pro ccm berechnete Keimzahl	Minder- (—) bezw. Mehrgehalt (+) an Bakterien in Kölbchen Nr. 4 gegenüber der berechneten Keimzahl	
			absolut	in %
9 Uhr morgens .	74 000	ca 83 000	— 9 000	—10,8
Nach 2 Stunden .	122 000	,, 90 000	+ 32 000	+35,5
,, 4 ,, .	265 000	,, 232 000	+ 33 000	+14,2
,, 6 ,, .	140 000	,, 214 000	— 74 000	—34,6
,, 8 ,, .	470 000	,, 1 813 000	—1 343 000	—74,1
,, 10 ,, .	1 100 000	,, 6 679 000	—5 579 000	—83,5

zurückzugehen. Dieser Keimrückgang ist aber nur von kurzer Dauer, indem sowohl nach 2 wie nach 4 weiteren Stunden beträchtliches Ansteigen der Spaltpilzmengen erfolgt. Der Vergleich mit der durch Berechnung festgestellten Bakterienmenge ergibt, daß in den ersten 4 Stunden sich die Vermehrung der Keime in der Milch etwas rascher vollzieht, als an Hand der Berechnungsergebnisse zu erwarten war, von da ab stellt sich aber das Gegenteil ein bis zum Schlusse des Versuches, indem nach 6 Stunden 34,6, nach 8 Stunden 74,1 und nach 10 Stunden 83,5 % weniger Spaltpilze mittels der Kultur festzustellen sind, als nach Maßgabe des Vermehrungskoeffizienten der beiden ursprünglichen Milchproben hätte resultieren müssen.

Zusammenfassung.

Durchgehen wir die eben besprochenen Versuchsresultate, so können wir folgendes feststellen:

Frische, rein gewonnene Kuhmilch in 15 Stunden alte, stets bei 20° C belassene Milch des gleichen Tieres in den Volumverhältnissen 1 : 2, 1 : 1 und 2 : 1 eingebracht und bei 20° C aufbewahrt, bewirkte dort durchwegs eine mehr oder weniger kräftige Hemmung des vollentfalteten Bakterienwachstums. Diese bakterizide Wirkung der Frischmilch auf die Mikroflora der gestandenen Milch war teils in einem direkten Zurückgehen der Keimzahl zu erkennen, teils ergab ein Vergleich des aus den Keimzahlen der Frischmilch und der gestandenen Milchprobe berechneten Bakteriengehaltes mit der durch die Kultur tatsächlich gefundenen Spaltpilzmenge die nötigen Anhaltspunkte. Zu Beginn des eingeleiteten Versuches konnte ein mehr oder weniger kräftiges Ansteigen der Spaltpilzmengen konstatiert werden, nach 4, bzw. 6stündiger Versuchsdauer trat dann aber jeweils das Gegenteil ein, indem die Keimzahlen stets fort und zum Teil bedeutend niedriger befunden wurden, als die Berechnung ergeben hatte. Daß die keimhemmende Wirkung in der Mischmilch mit steigendem Frischmilchzusatze sich veränderte, kann aus der nachfolgenden Tabelle 36 ersehen werden.

---

[1]) 20 ccm 14 Stunden alte + 40 ccm frische Milch.
[2]) 14 Stunden bei 20° C gestandene Milch.

Tabelle 36.

Zeit der Versuchsanstellung	Keimrückgang in der zum Versuche verwendeten Frischmilch (in Prozenten des ersten Befundes)	Minder- (—) bezw. Mehrgehalt (+) an Bakterien in den mit Frischmilch geimpften Kölbchen mit gestandener Milch gegenüber der berechneten Bakterienmenge		
		Kölbchen Nr. 2[1])	Kölbchen Nr. 3[2])	Kölbchen Nr. 4[3])
9 Uhr morgens .	—	— 6,8 %	+13,9 %	—10,8
Nach 2 Stunden .	6,2	+60,0 %	+33 %	+35,5
,, 4 ,, .	12,5	—26,6 %	—68,8 %	+14,2
,, 6 ,, .	34,4	— 9,0 %	—61,1 %	—34,6
,, 8 ,, .	37,5	—73,7 %	—94,4 %	—74,1
,, 10 ,, .	43,7	—	—	—83,5

Wohl im Zusammenhange mit der nach 2stündiger Versuchsdauer nur schwach in die Erscheinung tretenden keimhemmenden Kraft der verwendeten Frischmilch, steht das in den Milchgemischen nach der gleichen Zeit beobachtete, zum Teil ziemlich rasche Ansteigen der Keimzahl. Sehr deutlich ergibt sich der Einfluß der bakterizid wirkenden Frischmilch dort, wo Frischmilch und gestandene Milch im gleichen Mengenverhältnis gemischt wurden.[4])

c) Versuche,
bei welchen einer aseptisch gewonnenen und einer sterilisierten Milch bestimmte Quantitäten einer 15 Stunden alten Milch zugesetzt werden (Versuchstemperaturen: 14, 20, 30 und 37° C).

Während wir bei den auf S. 305—317 besprochenen Versuchen so vorgingen, daß wir einer 14 Stunden alten, tunlichst reinlich gewonnenen Milch, zu 20 ccm in sterile Erlenmeyerkölbchen abgefüllt, verschiedene Quantitäten einer frischen, aseptisch ermolkenen Milch von der nämlichen Kuh beigaben und die Gemische dann in einem Fall bei 13, im anderen bei 20° C auf allfällig in die Erscheinung tretende bakterizide Merkmale verfolgten, schlugen wir in den hier zu besprechenden Untersuchungen das entgegengesetzte Verfahren ein, indem wir frische, aseptisch gewonnene Milch in Kölbchen zu 20 ccm abfüllten und diesen 1 ccm einer 15 Stunden alten Milch zusetzten. Zum Vergleiche der so gewonnenen Resultate wurde nicht mehr, wie früher, eine sogenannte „berechnete Keimzahl" herangezogen, sondern wir bedienten uns hierzu sterilisierter Milch (im Autoklaven bei 0,5 Atmosphäre Überdruck während 40 Minuten sterilisiert, wobei schwach Rosafärbung eintrat), die ebenfalls in Erlenmeyerkölbchen zu 20 ccm abgefüllt war und die gleichen Zusätze wie die frische Milch er-

[1]) 20 ccm 14 Stunden alte + 10 ccm frische Milch.
[2]) 20 ccm 14 Stunden alte + 20 ccm frische Milch.
[3]) 20 ccm 14 Stunden alte + 40 ccm frische Milch.
[4]) Weitere, bei Zimmertemperatur durchgeführte Versuche sind auf S. 266—272, 276—277, 292—305, 320, 323—329, 330—332 beschrieben.

halten hatte. Bei dem genannten Vorgehen setzten wir voraus, daß die sterilisierte Milch, im Gegensatz zu der Frischmilch den mit dem Zusatz von 1 ccm des 15 Stunden alten Sekretes eingebrachten Bakterien keine spezifisch bakterizid wirksamen Stoffe entgegenstellen könne und daß demzufolge schon von Versuchsbeginn an ungehinderte Vermehrungstätigkeit der Spaltpilze eintreten müsse. Inwieweit diese Voraussetzung zutraf, werden uns die nachfolgenden Ausführungen zeigen, teilweise lassen auch verschiedene Literaturangaben hierüber von vorneherein einen Schluß ziehen.

So sagt z. B. Löhnis (16): „Es ist nicht zu bezweifeln, daß manchen Bakterien die Milch auf Grund ihrer chemischen Beschaffenheit wenig zusagt. Sind gerade solche Organismen einmal in größerer Zahl in die Milch gelangt, so ist ein entsprechender Rückgang unvermeidlich. Nach Brudny (2) käme in dieser Hinsicht speziell der Milchzucker in Frage. Auch etwaige osmotische Störungen wären zu berücksichtigen." Gegen die Eignung speziell der sterilisierten Milch als Nährflüssigkeit für Bakterien spricht sich Brudny (2) folgendermaßen aus: „Durch das Sterilisieren werden ja die verschiedenen Nährstoffe in der Milch in einer für die Ernährung ungünstigen Weise beeinflußt. Daß die sterile Kuhmilch auch für andere Bakterien (als für Bact. coli) nicht immer der geeignetste Nährboden ist, wurde in neuerer Zeit von Czaplicki (4) hervorgehoben. Nach Serkowsky (21), der 40 verschiedene Bakterienarten in verdünnter und nicht verdünnter pasteurisierter Milch sowie in unverdünnter sterilisierter Milch züchtete, beobachtete bei unverdünnter sterilisierter Milch das schlechteste, in verdünnter pasteurisierter Milch das beste Wachstum."

Wenn wir trotz dieser für die Qualität der sterilisierten Milch als Bakteriennährboden nicht gerade günstigen Resultate doch dazu kommen, in Parallele zu den geimpften Frischmilchproben durch Wärme sterilisierte Milch zu verwenden, so tun wir dies auf die Gefahr hin, daß allfällige, zur Wirkung gelangende, schwache bakterizide Kräfte der Frischmilch entweder gar nicht oder doch nur wenig ausgeprägt zutage treten, wenn wir die mit Frischmilch erhaltenen Zahlen mit den mittels geimpfter, sterilisierter Milch erzielten, vergleichen; aus dem Grunde, weil die sterilisierte Milch an und für sich schon mehr oder weniger deutlich bakterienhemmend wirkt zufolge der teilweise ungünstigen Veränderung ihrer Nährstoffe. Daß eine Qualitätsverminderung gegenüber der frischen sowie auch der nur pasteurisierten Milch eintritt, werden wir aus später zu besprechenden Versuchen, bei welchen alle 3 genannten Milcharten zur Verwendung gelangten, deutlich ersehen.

Die in der beschriebenen Weise eingeleiteten Versuche wurden wiederum bei verschiedenen Temperaturen, und zwar bei 14, 20, 30 und 37° C durchgeführt. Über die Ergebnisse, die aus diesem Vorgehen resultieren, geben die nachfolgenden Tabellen 37—40 Aufschluß.

Bemerkungen zu nachstehender Tabelle 37.

Wie die Zahlen ergeben, sank sowohl in der Frischmilchprobe, als auch in der sterilisierten Milch die durch angelegte Plattenkulturen von gemischtem Zuckeragar eruierte Keimzahl im Verlaufe der ersten 3 Stunden des Versuches auf rund

1/3 der ursprünglichen Größe. Dieser Befund, der beweist, daß nicht die spezifisch bakterizid wirkenden Kräfte der Frischmilch allein die Ursache des Keimrückganges gewesen sind, ist für die Beurteilung der oft beobachteten bedeutenden Hemmung des Spaltpilzwachstums in den ersten Stunden bei tiefer Aufbewahrungstemperatur von nicht zu unterschätzender Wichtigkeit. Das gleichzeitige und beinahe ebenso starke Zurückgehen der Bakterienmengen in geimpfter Frisch- und sterilisierter Milch läßt sich vermutlich auf verschiedene Ursachen zurückführen. Vor allem werden wir den Grund hiefür in der schädigenden Einwirkung tiefer Temperaturgrade auf die Bakterien der zu Impfzwecken verwendeten und vorher bei 16—18° C aufbewahrten 15 Stunden alten Milch zu suchen haben; für das Wachstum der Keime in sterilisierter Milch kann außerdem die durch den Sterilisationsprozeß bedingte ungünstige Veränderung ihrer Nährstoffe erschwerend wirken, während bei frischer Milch spezifisch bakterizide Stoffe keimtötend bzw. keimhemmend in die Erscheinung getreten sein werden.

Tabelle 37.
Die gewählte Versuchstemperatur betrug 14° C.

Zeit der Versuchsanstellung	Keimzahlen pro ccm in der mit 1 ccm gestandener Milch geimpfter		Plus (+) bezw. Minus (—) in der sterilisierten gegenüber der frischen Milch	
	Frischmilch	sterilisierter Milch	absolut	in %
9 Uhr morgens .	75 000	74 000	— 1000	— 1,3
Nach 3 Stunden .	21 000	25 000	+ 4 000	+ 19,0
,, 5 ,, .	28 000	28 000	0	0
,, 7 ,, .	28 000	43 000	+ 15 000	+ 53,6
,, 9 ,, .	49 000	63 000	+ 14 000	+ 28,5
,, 24 ,, .	1 500 000	3 000 000	+ 1 500 000	+ 100

Nach 3stündiger Versuchsdauer kann in der Frischmilch ein etwas größeres Zurückgehen der Bakterienmassen beobachtet werden, als in der sterilisierten Milch, der Unterschied ist aber nur ein kleiner, wenige Tausend Keime umfassender und ist demnach in den Bereich der Fehlergrenze zu stellen. Nach weiteren 2 Stunden ist sowohl in der geimpften frischen, als auch in der sterilisierten Milch ein Ansteigen der Keimzahlen eingetreten; die nunmehr festgestellten Werte sind in beiden Milchproben die gleichen, und es kann daher — wenigstens bis zu diesem Zeitpunkte — von einer wesentlich stärkeren Keimhemmung bei der Frischmilch nicht gesprochen werden. Anders verhält es sich bei den Befunden nach 7, 9 und 24stündiger Versuchsdauer, indem die festgestellten Keimzahlen ergeben, daß sich die Bakterien in der sterilisierten Milch — trotz der schlechten Qualität des Nährsubstrates — in dieser besser entwickeln, als in der Frischmilch. Die nach 7, 9 und 24 Stunden Aufbewahrungszeit konstatierten prozentualen Überschüsse sind 53 6, 28,5 bzw. 100 %.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht. können wir bei vorliegendem, bei einer Temperatur von 14° C durchgeführten Versuch mit großer Wahrscheinlichkeit in die Erscheinung getretene bakterizide Wirkungen der Frischmilch feststellen. Aus den Zahlen geht aber auch hervor, daß wir die Einwirkung bakterientötender bzw. keimhemmender Faktoren nicht überschätzen dürfen, dann, wenn die Versuche bei niederen Temperaturgraden durchgeführt werden.[1])

[1]) Vgl. auch S. 273—276, 289—291, 305—312, 330—332.

Bemerkungen zu nachstehender Tabelle 38.

Nach 3stündigem Aufstellen der mit je 1 ccm einer 15 Stunden alten Milch geimpften Proben von frischer bzw. sterilisierter Milch bei 20° C zeigen die durch Plattenkulturen aus gemischtem Zuckeragar gewonnenen Resultate etwelche Ähnlichkeit mit den Zahlen der vorstehend besprochenen Tabelle 37; wie dort, so können wir auch hier nach Verlauf dieser Zeit sowohl bei der geimpften frischen, als auch bei der geimpften sterilisierten Milchprobe ein bedeutendes Zurückgehen der zu Versuchsbeginn festgestellten Keimzahl beobachten, welcher Rückgang allerdings nicht mehr so kräftig ist wie dort, indem er nur etwas über 50 %

Tabelle 38.
Die gewählte Versuchstemperatur betrug 20° C.

Zeit der Versuchsanstellung	Keimzahlen pro ccm in der mit 1 ccm gestandener Milch geimpfter		Plus (+) bezw. Minus (—) in der sterilisierten gegenüber der frischen Milch	
	Frischmilch	sterilisierter Milch	absolut	in %
9 Uhr morgens .	76 000	80 000	+ 4 000	+ 5,2
Nach 3 Stunden .	35 000	41 000	+ 6 000	+ 17,1
,, 5 ,, .	54 000	105 000	+ 51 000	+ 94,4
,, 7 ,, .	95 000	280 000	+ 185 000	+194,7
,, 9 ,, .	120 000	690 000	+ 570 000	+475
,, 24 ,, .	130 000 000	144 000 000	+14 000 000	+ 10,8

des anfänglichen Bakteriengehaltes ausmacht, gegenüber 72 % beim vorhergehenden Versuch. Die weiteren Befunde ergeben deutlich, daß die Frischmilch hinsichtlich Wachstumsmöglichkeit der Bakterien viel ungünstiger beschaffen ist, als die sterilisierte Milch, da in der sterilisierten Nährflüssigkeit nach 5, 7, 9 und 24 Stunden der Aufbewahrung 94,4, 194,7, 475 bzw. 10,8 % mehr Bakterien zu zählen sind, als in der Parallelprobe mit geimpfter Frischmilch. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese großen Unterschiede im Keimgehalte der beiden Milchproben zum größten Teil auf spezifisch bakterizid wirkenden Kräften der Frischmilch beruhen. (Siehe auch Versuche auf S. 266—272, 276—277, 292—305, 312—317, 323—329, 330—332.)

Bemerkungen zu nachstehender Tabelle 39.

Hier kann bei 30° C betragender Aufbewahrungstemperatur der Milchproben nach 3stündiger Versuchsdauer in der mit 1 ccm gestandenem Eutersekret geimpften Milch eine ganz beträchtliche Keimvermehrung wahrgenommen werden, während in der in gleicher Weise geimpften Frischmilchprobe eine Einbuße an Bakterien stattgefunden hat. Die Möglichkeit ist aber nicht ausgeschlossen, daß auch in dem mit 15 Stunden alter Milch beschickten sterilisierten Eutersekret in der ersten Zeit nach Versuchsbeginn eine vorübergehende Verminderung der Bakterienzahl eingetreten ist als Folge der, wie wir schon früher anführten, ungünstigen chemischen Zusammensetzung der sterilisierten Milch. Für das Erkennen bakterizider Eigenschaften der Frischmilch und deren richtigen Beurteilung hat dies jedoch keine Bedeutung, denn die nach 3 Stunden Versuchsdauer bei der Frischmilch beobachtete kleine Verminderung der anfänglichen Keimzahl, der eine bei der sterilisierten Milch eingetretene kräftige Vermehrung der Spaltpilze gegenübersteht, läßt die Einwirkung bakterientötender bzw. keimhemmender

Tabelle 39.

Die gewählte Versuchstemperatur betrug 30° C.

Zeit der Versuchsanstellung	Keimzahlen pro ccm in der mit 1 ccm gestandener Milch geimpfter		Plus (+) bezw. Minus (—) in der sterilisierten gegenüber der frischen Milch	
	Frischmilch	sterilisierter Milch	absolut	in %
9 Uhr morgens .	87 000	83 000	— 4 000	— 4,6
Nach 3 Stunden .	82 000	160 000	+ 78 000	+ 95,1
„ 5 „ .	155 000	4 000 000	+ 3 845 000	+2480,6
„ 7 „ .	9 000 000	30 000 000	+21 000 000	+ 233,3
„ 9 „ .	54 000 000	90 000 000	+36 000 000	+ 66,6

Kräfte deutlich ersehen. Wir haben schon früher darauf hingewiesen, daß die frische Milch für viele Bakterien ein besseres Nährmedium darstellt, als die durch Wärme sterilisierte Milch, die durch den Prozeß der Sterilisation eine für die Entwicklung der Bakterien ungünstige Veränderung ihrer Nährstoffe erleidet. In dem Umfange nun, wie das Bakterienwachstum durch die ungünstige chemische Beschaffenheit der Nährstoffe in der sterilisierten Milch gehemmt wird, wäre die spezifisch bakterizid wirkende Kraft der Frischmilch, die wir aus dem Unterschiede der gefundenen Werte von Frischmilch und sterilisierter Milch ersehen können, höher anzuschlagen. Weil wir jedoch keinen Faktor kennen, welcher derartige Einflüsse in Rechnung stellen ließe, so müssen wir die gewonnenen Resultate, die zugunsten der Bakterizidie der Frischmilch sprechen, als Minima betrachten und dabei darauf hinweisen, daß diese Einflüsse in Wirklichkeit bedeutend größer sein dürften. Daß diese bakterizid wirkenden Kräfte auch bei hoher Temperatur langandauernde und tiefeinschneidende sein können, zeigt am besten die letzte Zahlenreihe in der Tabelle 39. Nach 5stündiger Versuchsdauer kann die maximale Keimhemmung beobachtet werden, und zwar ist nach dieser Zeit die Bakterienzahl in der geimpften Frischmilch um rund 2480 % kleiner als in der mit 1 ccm 15 Stunden alten Milch beschickten sterilisierten Milch. Nach 7 Stunden ist die bakterizide Wirkung der Frischmilch eine weniger kräftige, sie bedingt aber immerhin noch eine Differenz von 233 % im Keimgehalte der beiden Milchproben; nach 9 Stunden Versuchsdauer beträgt der Unterschied nurmehr 66,6 %.

Bemerkungen zu nachstehender Tabelle 40.

Die Befunde bei den zu 37° C gestellten Proben von geimpfter sterilisierter und frischer Milch haben etwelche Ähnlichkeit mit den bei 30° C konstatierten Verhältnissen. Schon in den ersten 3 Stunden des Versuches findet in der geimpften sterilisierten Milch eine relativ rasche Vermehrung der Keime statt, die im Verhältnis zu der in der Frischmilch sich vollziehenden Spaltung der Bakterien eine sehr intensive genannt werden kann; die Zunahme der Keimzahl ist auch eine wesentlich raschere, als in den entsprechenden Milchproben des vorhergehenden, aber bei 30° C durchgeführten Versuches. Nach 5stündiger Versuchsdauer ist der Unterschied im Bakteriengehalt von geimpfter Frischmilch und sterilisierter Milch ein wesentlich größerer geworden, doch besteht nicht mehr die gleiche, große Differenz, wie bei den entsprechenden, aber bei 30° C gehaltenen Milchproben des vorigen Versuches. Nach 7 und 9stündiger Versuchsdauer ist der Einfluß bakterizid wirkender Stoffe in der Frischmilch immer noch sehr deutlich in die Erscheinung tretend, da in dem geimpften, frischen Eutersekret nach

Tabelle 40.
Die gewählte Versuchstemperatur betrug 37° C.

Zeit der Versuchsanstellung	Keimzahlen pro ccm in der mit 1 ccm gestandener Milch geimpfter		Plus (+) bezw. Minus (—) in der sterilisierten gegenüber der frischen Milch	
	Frischmilch	sterilisierter Milch	absolut	in %
9 Uhr morgens .	81 000	85 000	+ 4 000	+ 4,9
Nach 3 Stunden .	86 000	328 000	+ 242 000	+281,4
„ 5 „ .	3 300 000	15 000 000	+11 700 000	+354,5
„ 7 „ .	5 700 000	42 000 000	+36 300 000	+636,8
„ 9 „ .	25 600 000	96 000 000	+70 400 000	+275

7 Stunden 636,8 und nach 9 Stunden 275 % weniger Keime kulturell nachgewiesen werden können, als in der in gleicher Weise geimpften und ebenfalls bei 37° C gehaltenen sterilisierten Milch.[1])

Zusammenfassung.

Aus den auf S. 317—322 besprochenen Ergebnissen von Versuchen, bei welchen in einem Falle einer frischen, aseptisch gewonnenen und im anderen Falle einer durch Wärme sterilisierten Milch — zu je 20 ccm in sterile Erlenmeyerkölbchen abgefüllt — 1 ccm einer 15 Stunden alten Milch eingeimpft werden und bei welchen die geimpften Milchproben (je eine mit frischer und eine mit sterilisierter Milch) bei verschiedenen Temperaturgraden (14, 20, 30 und 37° C) zur Aufbewahrung gelangten, geht hervor, daß wir sowohl bei 14 und 20° C, als auch bei 30 und 37° C in der Frischmilch geringere Vermehrungstätigkeit der Bakterien feststellen konnten, als in sterilisierter, sonst gleich behandelter Milch. Hinsichtlich der Intensität der bakteriziden Wirkungen bei den einzelnen Temperaturgraden der Aufbewahrung bestehen gewisse Verschiedenheiten, dahingehend, daß bei 14 und 20° C bedeutend kleinere Unterschiede im Spaltpilzwachstum in frischer und in sterilisierter Milch beobachtet werden konnten, als bei 30 und 37° C. Sehr deutlich kam bei 14° C die Einwirkung tiefer Temperaturen auf das Wachstum der Bakterien zum Ausdruck, indem die Keimzahlen während der ersten 3 Stunden der Aufbewahrung sowohl in der Frischmilch, als auch in der sterilisierten Milch stark zurückgingen. Es ist jedoch nicht unwahrscheinlich, daß in der Frischmilch bakterizide Kräfte mitbestimmend gewesen sein können am beobachteten Keimrückgang; desgleichen dürfte die in sterilisierter Milch in der ersten Zeit des Versuches konstatierte Keimabnahme zum Teil auf die durch den Sterilisationsprozeß bedingte geringere Tauglichkeit der Milchbestandteile zu Ernährungszwecken zurückzuführen sein. Besonders wird letzteres Moment als Grund für das bei 20° C Aufbewahrungstemperatur eingetretene Zurückgehen der Keimzahl in sterilisierter Milch angesehen werden müssen, da bei dieser Temperatur von einer intensiven Kälte-

[1]) Vgl. auch S. 277, 287, 291—292, 332—333.

wirkung auf das Wachstum der Bakterien nicht gesprochen werden kann. Bei 30 und 37° C kann ein Zurückgehen der Keimmengen in sterilisierter Milch als Folge der Anpassung der Bakterien an veränderte Lebensbedingungen nicht mehr so ausgesprochen konstatiert werden, obwohl mit der Möglichkeit gerechnet werden muß, daß solche Einwirkungen bei entsprechender Versuchsanstellung doch beobachtet werden könnten. Beurteilt nach den Befunden bei den zu 14, 20, 30 und 37° C gestellten Frischmilchproben wäre bei 14° C Aufbewahrungstemperatur die stärkste, bei 20° C eine etwas weniger kräftige, bei 30° C die schwächste und bei einer Bebrütung der Milch bei 37° C gar keine bakterizide Wirkung zu konstatieren. Vergleichen wir aber die mittels Frischmilch erzielten Resultate mit denen durch die Parallelproben mit sterilisierter Milch geförderten, so zeigt es sich, daß bei 30 und 37° C das Bakterienwachstum ein viel gehemmteres war, als bei einer Aufbewahrung der Milch bei 20 oder gar bei 14° C.

d) Versuche, bei welchen einer aseptisch gewonnenen Milch, teilweise in Parallele mit sterilisierter Milch, verschiedene Quantitäten einer Emulsion von Kuhkot eingeimpft werden.

Vorliegende Versuche sollen dartun, inwieweit eine frische, aseptisch ermolkene Milch, verschieden stark mit Exkrementen verschmutzt, bakterizide Wirkungen auszulösen in der Lage ist. Bei der Versuchsanstellung gingen wir so vor, daß wir eine Milchprobe aseptisch enthoben und nachher zu je 20 ccm in keimfreie Erlenmeyer kölbchen abfüllten. In einem bereitgehaltenen sterilisierten Porzellantiegel wurde hierauf durch feines Zerreiben von Kuhkot und Beigabe von sterilem Wasser eine Emulsion hergestellt, die späterhin zum Impfen der Frischmilch sowie eines Kölbchens mit durch Wärme sterilisierter Milch diente. Die Anordnung der Proben war folgende:

Kölbchen Nr. 1	enthält	20 ccm	unveränderte Frischmilch,
,, ,, 2	,,	20 ccm	Frischmilch + $^1/_2$ ccm Kotemulsion,
,, ,, 3	,,	20 ,,	,, + 1 ,, ,,
,, ,, 4	,,	20 ,,	,, + 2 ,, ,,
,, ,, 5	,,	20 ,,	sterilisierte Milch + 1 ccm Kotemulsion.

Alle Kölbchen wurden sofort nach dem Beimpfen auf den nachweisbaren Bakteriengehalt geprüft, dann bei 20° C stehen gelassen und späterhin in bestimmten Zwischenräumen durch Anlegen von Plattenkulturen aus gemischtem Zuckeragar bakteriologisch untersucht.

Untersuchungsresultate.

Die zur Verwendung gelangte, aseptisch gewonnene Frischmilch zeigt folgende Keimgehaltsveränderungen im Verlaufe der bakteriziden Phase:

Keimzahl zu Beginn des Versuches . .	1400	Bakterien pro ccm,
,, nach 4 Stunden	400	,, ,, ,,
,, ,, 8 ,, ...	700	,, ,, ,,
,, ,, 10 ,, ...	500	,, ,, ,,

Aus den Zahlen geht deutlich hervor, daß die verwendete Milch eine für unseren Zweck richtige Veranlagung zeigt, indem sowohl nach 4, als auch nach 8 und 10 Stunden bedeutend geringere Keimmengen festgestellt werden können, als zu Beginn des Versuches.

Bemerkungen zu nachfolgender Tabelle 41.

Betrachten wir zunächst die in Kölbchen Nr. 2 (20 ccm Frischmilch + $^1/_2$ ccm Kotemulsion) vor sich gegangenen Veränderungen im Keimgehalt während der 8 Stunden dauernden Versuchsanstellung, so können wir konstatieren, daß die mit dem Kuhkot eingeimpften 78 600 Bakterien pro ccm an Zahl bedeutend zurückgehen. Schon in den ersten 4 Stunden geht die zu Anfang des Versuches festgestellte Keimmenge um rund 58 % zurück, in weiteren 2 Stunden um 28,75 und nach 8stündiger Versuchsdauer um 25 %. Allem Anschein nach vermochten die bakterizid wirkenden Stoffe der frischen, aseptisch gewonnenen Milch der Weiterentwicklung der Bakterien des Kuhkotes energisch entgegenzuwirken, indem nicht nur ein Zunehmen oder Gleichbleiben der Spaltpilzmassen zu konstatieren ist, sondern im Gegenteil ein ganz beträchtlicher Rückgang der Bakterienzahl verzeichnet werden kann. Die Annahme erscheint auf den ersten Blick berechtigt, daß die beobachtete Verminderung der Keimzahl nicht nur auf rein bakterizide Einwirkungen der Frischmilch zurückzuführen sei, sondern daß die Anpassung der Exkremente-Bakterien an die veränderten Verhältnisse dies zum großen Teil bewirkt hätte. Wie wir dann aber bei Kölbchen Nr. 5 (20 ccm

Tabelle 41.
Versuchstemperatur: 20° C.

Bezeichnung der Probe	Zeit der Versuchsanstellung	Keimzahlen pro ccm Milch	Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahlen (bezogen auf den ersten Befund) absolut	in %
Kölbchen Nr. 2 (20 ccm Frischmilch + $^1/_2$ ccm Kotemulsion)	9 Uhr morgens .	80 000	—	—
	Nach 4 Stunden .	34 000	— 46 000	— 57,5
	„ 6 „ .	57 000	— 23 000	— 28.75
	„ 8 „ .	60 000	— 20 000	— 25
Kölbchen Nr. 3 (20 ccm Frischmilch + 1 ccm Kotemulsion)	9 Uhr morgens .	190 000	—	—
	Nach 4 Stunden .	70 000	— 120 000	— 63,1
	„ 6 „ .	140 000	— 50 000	— 26,3
	„ 8 „ .	122 000	— 68 000	— 35,8
Kölbchen Nr. 4 (20 ccm Frischmilch + 2 ccm Kotemulsion)	9 Uhr morgens .	390 000	—	—
	Nach 4 Stunden .	360 000	— 30 000	— 7,6
	„ 6 „ .	330 000	— 60 000	— 15,4
	„ 8 „ .	480 000	+ 90 000	+ 23,1
Kölbchen Nr. 5 (20 ccm sterilisierte Milch + 1 ccm Kotemulsion)	9 Uhr morgens .	183 000	—	—
	Nach 4 Stunden .	280 000	+ 97 000	+ 53
	„ 6 „ .	400 000	+ 217 000	+ 118,5
	„ 8 „ .	2 300 000	+ 2 117 000	+ 1 156,8

sterilisierte Milch + 1 ccm Kotemulsion) zu konstatieren Gelegenheit haben, ist jene Anpassung der Faezes-Bakterien an die Milch nicht mit derart starken Hemmungserscheinungen verbunden, daß diese selbst nach 4 Stunden noch zahlenmäßig wahrgenommen werden könnten. Zweifelsohne wird eine derartige Anpassung an das veränderte Nährmedium stattfinden müssen, daß sie aber nur kurze Zeit in Anspruch nimmt, beweist die Beobachtung, daß in der sterilisierten Milch von einer solchen nichts konstatiert werden kann. Demzufolge wären also die beobachteten Keimzahlrückgänge auf spezifisch bakterizid wirkende Kräfte der Milch zurückzuführen, was uns, wenn wir die früheren Feststellungen in Betracht ziehen, keineswegs verwundern kann.

Kölbchen Nr. 3, enthaltend 20 ccm Frischmilch und rund das Doppelte an Kotbakterien wie Kölbchen Nr. 2, weist ungefähr gleiche bakterizide Merkmale auf. Im allgemeinen ist der beobachtete Keimrückgang etwas kräftiger als in der vorhin besprochenen Milchprobe, doch ist die Differenz keine wesentliche. Am besten läßt sich die Einwirkung spezifisch bakterizid wirkender Kräfte auf die Spaltpilzflora beurteilen, wenn wir zum Vergleiche das schon genannte Kölbchen Nr. 5 heranziehen, dem die gleiche Menge Kotemulsion eingeimpft wurde, das aber statt frischer, durch Wärme sterilisierte Milch enthält. Die Gegenüberstellung ergibt folgendes Resultat:

Abnahme (—) bzw. Zunahme (+) der Keimzahlen in Prozenten des 1. Befundes:

	Kölbchen Nr. 3 (20 ccm frische Milch + 1 ccm Kotemulsion)	Kölbchen Nr. 5 (20 ccm sterilisierte Milch + 1 ccm Kotemulsion)
Nach 4 Stunden .	—63,1	+ 53
„ 6 „ .	—26,3	+ 118,5
„ 8 „ .	—35,8	+ 1156,8

Diese Zahlen beweisen ohne weiteres den mächtigen Einfluß der Frischmilch bzw. ihrer bakteriziden Kräfte auf das Bakterienwachstum.

In Kölbchen Nr. 4, das die stärkste Verschmutzung in Form von 2 ccm Kotemulsion aufweist, vermögen bakterizid wirkende Kräfte nicht mehr sehr stark in die Erscheinung zu treten. Ein kleiner Rückgang von 7,6 % der anfänglichen Keimzahl ist immerhin noch nach 4 Stunden zu beobachten, ebenso nach 6 Stunden ein solcher von 15,4 %. Nach weiteren 2 Stunden ist schon eine Zunahme des Keimgehaltes von 23,1 % zu konstatieren, was beweist, daß diese stark verschmutzte Milch schon in das Stadium vermehrter Bakterientätigkeit eingetreten ist.

Fassen wir die erzielten Resultate zusammen, so können wir folgendes feststellen:

1. In allen aseptisch gewonnenen Frischmilchproben, die mehr oder weniger stark mit Exkrementen verschmutzt wurden, zeigt sich sehr deutlich die Einwirkung spezifisch bakterizid wirkender Kräfte.

2. Bei schwacher und mäßiger Verschmutzung ist die Einwirkung der keimhemmenden Kräfte der Frischmilch eine ungefähr gleich starke, mit zunehmender Verschmutzung dagegen wird der Einfluß bakterizider Kräfte des frischermolkenen Eutersekretes zusehends kleiner.

3. Durch Wärme sterilisierte Milch mit 1 ccm Kotemulsion geimpft, zeigt schon von Anfang an mehr oder weniger kräftiges Wachstum der eingeimpften Faeces-Bakterien.

e) Versuche, bei welchen einer Aufschwemmung von Bact. prodigiosum Ehrenberg in steriler Milch verschiedene Mengen einer frischen, aseptisch gewonnenen Kuhmilch zugesetzt werden.

Bis anhin gingen wir in der Regel bei der Prüfung einer frischen, aseptisch ermolkenen Milch auf bakterizide Fähigkeiten — abgesehen von einer Anzahl Versuche, welche die unveränderte frischgewonnene Milch zum Ausgangsmaterial hatten — so vor, daß wir entweder einer 14 Stunden alten, die bakterizide Phase zum größten Teil durchlaufenen Milch verschiedene Quantitäten einer frischen, aseptisch gewonnenen Milch zusetzten und deren Einwirkung auf die Bakterienflora der gestandenen Milch in bestimmten Zwischenräumen, entweder bei 13, 20, 30 oder 37° C Aufbewahrungstemperatur verfolgten, oder aber, daß wir einer frischen, aseptisch ermolkenen Milch, zu 20 ccm in sterile Erlenmeyerkölbchen abgefüllt, 1 ccm einer 15 Stunden alten Milch zusetzten und die Keimveränderungen in bestimmten Zeitintervallen verfolgten. Von dieser Untersuchungstechnik sind wir in dem auf S. 323—326 beschriebenen Versuch insofern abgewichen, als wir statt der 15 Stunden alten Milch als Impfmaterial eine Aufschwemmung von Kuhkot benützten.

Der hier zu besprechende Versuch ist auf ähnlicher Grundlage aufgebaut, wie die eben angeführten, mit dem Unterschiede jedoch, daß an Stelle der jeweilen zu 20 ccm abgefüllten, 15 Stunden alten Milch eine Aufschwemmung von *Bact. prodigiosum* in steriler Milch — auch zu 20 ccm in sterilen Erlenmeyerkölbchen abgefüllt — trat. Zu diesen, mit *Bact. prodigiosum* geimpften Kölbchen mit sterilisierter Milch wurden dann, entsprechend, wie dies früher geschah, prozentual abgestufte Mengen einer frischen, aseptisch gewonnenen Milch gegeben. Das verwendete *Bact. prodigiosum* war kurz vorher aus frischer Konsummilch isoliert worden und wuchs in kräftig dunkelrosa gefärbten Kolonien. Die Reihenfolge der Kölbchen war folgende:

Kölbchen Nr. 1: 19 ccm sterilisierte Milch + 1 ccm Aufschwemmung von Bact. prodigiosum,
„ „ 2: 19 „ sterilisierte Milch + 1 ccm Aufschwemmung + 10 ccm Frischmilch,
„ „ 3: 19 „ sterilisierte Milch + 1 ccm Aufschwemmung + 20 ccm Frischmilch,
„ „ 4: 19 „ sterilisierte Milch + 1 ccm Aufschwemmung + 40 ccm Frischmilch

Kölbchen Nr. 1—4 wie auch die Frischmilch wurden bei 20° C belassen und in bestimmten Zeiträumen auf ihren Bakteriengehalt geprüft. Die hierbei erzielten Resultate sind aus den nachfolgenden Tabellen 42 und 43 ersichtlich.

Bemerkungen zu nachstehenden Tabellen 42 und 43.

Was zunächst die Tabelle 42 anbetrifft, so ist zu bemerken, daß der dort skizzierte Verlauf der Keimveränderungen in der Frischmilch durchaus alle Anzeichen gehemmten Bakterienwachstums und der Keimvernichtung aufweist. Trotzdem der Rückgang der Keimmengen, gemessen am 1. Befund, kein großer ist, so können wir doch die bakteriziden Fähigkeiten als ganz erhebliche bezeichnen. Sehr wahrscheinlich wird, wie in früheren Versuchen konstatiert werden konnte, in der 3 Stunden umfassenden Zeit, die zwischen dem Melkakte (6 Uhr) und dem Beginn des Versuches (9 Uhr) lag, eine ganz erhebliche Verminderung der Spaltpilzmengen eingetreten sein, welches Zurückgehen in den hier eruierten Keimzahlen nicht zum Ausdruck kommt.

Tabelle 42.

Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch		Abnahme (—) bezw. Zunahme (+) der Keimzahlen, bezogen auf den ersten Befund			
	In der Frischmilchprobe	In Kölbchen Nr. 1[1])	In der Frischmilch		In Kölbchen Nr. 1	
			absolut	in %	absolut	in %
9 Uhr morgens . .	2 000	35 000	—	—	—	—
Nach 2 Stunden .	1 900	90 000	— 100	— 5	+ 55 000	+ 157,1
„ 4 „ .	1 200	110 000	— 800	— 40	+ 75 000	+ 214,2
„ 6 „ .	1 800	180 000	— 200	— 10	+ 145 000	+ 414,2
„ 9 „ .	2 000	210 000	0	0	+ 175 000	+ 500

Der Inhalt des Kölbchens Nr. 1, bestehend aus 19 ccm sterilisierter Milch plus 1 ccm Aufschwemmung von Bact. prodigiosum zeigt deutlich, daß sich die genannte Bakterienart, in sterilisierte Milch verbracht, gut entwickeln kann. Am besten läßt sich dies konstatieren, wenn wir die letzte Zahlenreihe der Tabelle 42, die den prozentualen Zuwachs der Bakterien darstellt, durchgehen. Wir sehen da, daß schon in den ersten 2 Stunden des Versuches Bact. prodigiosum sich um 157,1 % seines ursprünglichen Bestandes vermehrt hat. Auch in den nachfolgenden Stunden ist der Zuwachs ein großer.

Tabelle 43 zeigt uns sehr deutlich den hemmenden Einfluß des Frischmilchzusatzes auf die Intensität des Bakterienwachstums; in einzelnen Fällen ist auch die direkt keimtötende Wirkung der frischen, aseptisch gewonnenen Milch aus den durch die Kulturmethode eruierten Keimmengen zu ersehen. An Hand der „berechneten Keimzahl" können wir konstatieren, daß die durch Plattenaussaat festgestellte Vermehrung des Kölbcheninhaltes in der Regel lange nicht so intensiv war, als nach Maßgabe der Keimveränderung der beiden in Tabelle 42 angeführten Milchproben hätte erwartet werden können.

Kölbchen Nr. 2, enthaltend 20 ccm mit Bact. prodigiosum geimpfte sterilisierte Milch + 10 ccm Frischmilch, ergibt schon nach 2stündiger Versuchsdauer ein Manko an Keimen von 152,5 % gegenüber der berechneten Bakterienzahl. Nach 4 Stunden beträgt der Fehlbetrag 145,6; nach 6 Stunden 300 und nach 9 Stunden 55,5 %, also ganz erhebliche Werte, die den großen Einfluß bakterizider Wirkungen der Frischmilch zum Ausdruck bringen.

[1]) 19 ccm sterilisierte Milch + 1 ccm Aufschwemmung von Bact. prodigiosum.

Tabelle 43.

Bezeichnung der Probe	Zeit der Versuchsanstellung	Keimzahlen pro ccm Milch	Berechnete Keimzahl[1])	Minder- (—) bezw. Mehrgehalt (+) an Bakterien im Kölbchen gegenüber der berechneten Keimzahl	
				absolut	in %
Kölbchen Nr. 2 (20 ccm mit Bact. prodigiosum geimpfte sterilisierte Milch + 10 ccm Frischmilch)	9 Uhr morgens	22 000	ca. 24 000	— 2 000	— 9,1
	Nach 2 Stunden	24 000	„ 60 600	— 36 600	— 152,5
	„ 4 „	30 000	„ 73 700	— 43 700	— 145,6
	„ 6 „	30 000	„ 120 600	— 90 000	— 300
	„ 9 „	90 000	„ 140 600	— 50 000	— 55,5
Kölbchen Nr. 3 (20 ccm mit Bact. prodigiosum geimpfte sterilisierte Milch + 20 ccm Frischmilch)	9 Uhr morgens	19 000	ca. 18 500	+ 500	+ 2,6
	Nach 2 Stunden	16 000	„ 46 000	— 30 000	— 187,5
	„ 4 „	20 000	„ 55 600	— 35 600	— 178
	„ 6 „	23 000	„ 90 900	— 67 900	— 295,2
	„ 9 „	41 000	„ 106 000	— 65 000	— 158,5
Kölbchen Nr. 4 (20 ccm mit Bact. prodigiosum geimpfte sterilisierte Milch + 40 ccm Frischmilch)	9 Uhr morgens	12 000	ca. 13 000	— 1 000	— 8,3
	Nach 2 Stunden	13 000	„ 31 000	— 18 000	— 138,4
	„ 4 „	16 000	„ 37 500	— 21 500	— 134,4
	„ 6 „	12 000	„ 61 200	— 49 200	— 410
	„ 9 „	33 000	„ 71 300	— 38 300	— 116,1

Kölbchen Nr. 3, das statt 10, 20 ccm Frischmilchzusatz aufweist, zeigt die eben besprochenen bakteriziden Wirkungen in Kölbchen Nr. 2 in vermehrtem Maße, ebenso Kölbchen Nr. 4, das doppelt soviel Frischmilch enthält wie Nr. 3. Nach 6stündiger Versuchsdauer beträgt das Manko in Kölbchen Nr. 4 über 400 % gegenüber der berechneten Spaltpilzmenge, eine Differenz, die den keimhemmenden Einfluß der Frischmilch wiederum deutlich erkennen läßt.

Neben diesem, durch die Plattenkultur festgestellten Einfluß der Frischmilch auf das Wachstum von Bact. prodigiosum konnten wir auch aus der makroskopisch wahrnehmbaren Veränderung der mit dieser Bakterienart beschickten Milchproben einen Schluß auf die Einwirkung des Frischmilchzusatzes schließen. Wir beobachteten nämlich, daß nach 2×24 stündiger Aufbewahrung der Proben bei Zimmertemperatur (16—18° C) eine Verfärbung der Rahmzone eintrat, welche bei den einzelnen Kölbchen eine verschieden intensive war. Es zeigten:

Kölbchen Nr. 1 (19 ccm sterilisierte Milch + 1 ccm Aufschwemmung von Bact. prodigiosum) kräftig rot violette Verfärbung der Rahmdecke;

Kölbchen Nr. 2 (20 ccm mit 1 ccm einer Aufschwemmung von Bact. prodigiosum geimpfte sterilisierte Milch + 10 ccm Frischmilch) dunkel-rosa gefärbte Rahmdecke;

[1]) Der Ausdruck „berechnete Keimzahl" ist in den Bemerkungen zur Tab. 29 auf S. 308 erläutert.

Kölbchen Nr. 3 (20 ccm mit 1 ccm einer Aufschwemmung von Bact. prodigiosum geimpfte sterilisierte Milch + 20 ccm Frischmilch) schwach-rosa Schattierung der gesamten Rahmdecke;

Kölbchen Nr. 4 (20 ccm mit 1 ccm einer Aufschwemmung von Bact. prodigiosum geimpfte sterilisierte Milch + 40 ccm Frischmilch) schwach-rosa Schattierung einzelner Teile der Rahmdecke.

Schon aus dieser, mit bloßem Auge beobachteten Veränderung des Kölbcheninhaltes können wir eine, wenigstens einigermaßen sichere Schlußfolgerung ziehen auf die Vermehrungsintensität, welche das Bact. prodigiosum bei den einzelnen Milchproben innegehalten hat.

Aus dem vorliegenden Versuche geht hervor, daß die verwendete, aseptisch gewonnene Frischmilch gegenüber *Bact. prodigiosum* Ehrenbg. stark bakterizid wirkt. Schon früher ist dies auch von Heinemann und Glenn (10) sowie von Hippius (11) u. a. festgestellt worden. Letztgenannter Autor fand, daß die bakterizide Wirkung am intensivsten bei 3—4 Stunden alter Milch ist, dann allmählich abnimmt und nach 6—7 Stunden ganz verschwindet. Die von uns verwendete, aseptisch gewonnene Frischmilch, die am Schlusse des Versuches 12 Stunden alt ist, zeigt selbst nach dieser Zeit zum Teil ganz beträchtliche Wachstumsbehinderung.

f) Versuche, bei denen frische, aseptisch gewonnene sowie pasteurisierte und sterilisierte Milch mit bestimmten Mengen einer 15 Stunden alten Milch geimpft und nachher in je einer Probe bei 14, 20, 30 und 37° C auf die Veränderung ihres Bakteriengehaltes geprüft werden.

Im allgemeinen haben wir es hier mit einer teilweisen Wiederholung früherer Versuche zu tun. Die Versuchsanstellung ist nur insofern verändert worden, als wir drei verschiedene Milcharten, nämlich frische, aseptisch gewonnene, ferner pasteurisierte und sterilisierte Milch, in Parallele nebeneinander mit je 1 ccm einer 15 Stunden alten Milch impften und die Keimveränderungen in allen 3 Proben gleichzeitig in bestimmten Zeitintervallen verfolgten. Die gewonnenen Resultate sollen Klarheit darüber schaffen, ob die schon früher gemachten Beobachtungen, dahingehend, daß der bei niedriger Temperatur oft beobachtete starke Keimrückgang und die während längerer Zeit ausgeschaltete Vermehrung der Bakterien zum Teil wenigstens auf Kältewirkungen beruhen, richtig seien. Im ferneren sollen die Versuche zeigen, ob unsere Auffassung, wonach die sterilisierte Milch zufolge des hohen Erhitzens (während 40 Minuten im Autoklaven bei 0,5 Atm. Überdruck) eine für das Bakterienwachstum ungünstige Veränderung der Nährstoffe erfährt, richtig ist oder nicht. Aus diesem Grunde haben wir zum gegenseitigen Vergleiche frische, sterilisierte und pasteurisierte Milch herangezogen. Die zur Pasteurisation bestimmte Milch war während 4 aufeinander folgenden Tagen je eine halbe Stunde auf 65° C erwärmt worden und erwies sich bei der Prüfung auf Sterilität (durch Plattenaussaat mittels gemischtem Zuckeragar) als keimfrei.

Bei der vorstehend beschriebenen Versuchsanordnung gingen wir von der Überlegung aus, daß, wenn durch die hohe Erhitzung der sterilisierten Milch wirklich eine Verschlechterung des Nährsubstrates für die Bakterien stattfindet, dies für die pasteurisierte, also nur mäßig erhitzte Milch nicht oder doch nur in beschränktem Maße der Fall sein werde. Wie wir späterhin an Hand der erzielten Resultate ersehen können, wurde diese Annahme bestätigt.

Die Bezeichnung der zum Versuche herangezogenen einzelnen Milchproben war folgende:

Kölbchen Nr. 1—4 enthielten je 20 ccm frische, aseptisch gewonnene Milch,
,, ,, 5—8 ,, ,, 20 ,, sterilisierte Milch,
,, ,, 9—12 ,, ,, 20 ,, pasteurisierte Milch.

Sämtliche Kölbchen wurden mit je 1 ccm einer 15 Stunden alten Milch geimpft, die, wie durch Anlegen von Plattenkulturen festgestellt werden konnte, die bakterizide Phase schon durchlaufen hatte. Die geimpften Kölbchen wurden bei verschiedenen Temperaturen aufbewahrt, und zwar:

Kölbchen Nr. 1, 5 und 9 bei 14° C,
,, ,, 2, 6 ,, 10 ,, 20° C,
,, ,, 3, 7 ,, 11 ,, 30° C,
,, ,, 4, 8 ,, 12 ,, 37° C.

Wie die 15 Stunden alte, so wurde auch die Frischmilch durch wiederholtes Anlegen von Plattenkulturen mittels gemischtem Zuckeragar auf ihren Keimgehalt geprüft und für den hier verfolgten Zweck als günstig befunden.

Die bei den einzelnen Milchproben und verschiedenen Temperaturen gefundenen Resultate sind aus Tabelle 44 ersichtlich.

Bemerkungen zu nachstehender Tabelle 44.

Betrachten wir vorerst die bei 14° C Aufbewahrungstemperatur erzielten Resultate, so können wir konstatieren, daß das Wachstum der in frische, pasteurisierte und sterilisierte Milch eingeimpften Bakterien in den verschiedenen Nährsubstraten kein wesentlich verschiedenes ist, wenigstens nicht in den ersten 4 Stunden des Versuches. Ein Vergleich der festgestellten Keimzahlen in den genannten Milchproben nach 8stündiger Aufbewahrung der Proben bei 14° C ergibt, daß in der frischen, aseptisch ermolkenen Milch ein geringeres prozentuales Ansteigen der Spaltpilzmengen stattgefunden hat, als in den übrigen Milcharten. In der Frischmilch hat sich nach 4 Stunden die anfängliche Keimzahl um 8,3 % vermehrt, in den übrigen Proben dagegen nur um je 4,2 %. Dieser Differenz ist nun allerdings keine große Wichtigkeit beizumessen, indem sie innerhalb der Fehlergrenze der Versuchsanstellung liegt. Nach 8 Stunden hat sich das Verhältnis verändert, indem die Frischmilch nach dieser Zeit einen Keimzuwachs von 41,3, die sterilisierte Milch um 52,8 und die pasteurisierte Milch um 69 % aufweist. Nach diesen Zahlen zu urteilen, findet also das beste Wachstum der Spaltpilze in der pasteurisierten Milch statt, qualitativ etwas geringer erweist sich die sterilisierte Milch und am wenigsten Keimvermehrung zeigt die Frischmilch. Nach 24stündiger Versuchsdauer tritt wiederum eine Änderung des Verhältnisses bezüglich des Keimzuwachses bei den verschiedenen Milchproben ein; maximales Ansteigen

Tabelle 44.

Versuchstemperatur	Zeit der Probeentnahme	Keimzahlen pro ccm Milch in Kölbchen Nr.			Zunahme der Keimzahl in Prozenten des 1. Befundes in Kölbchen Nr.		
		1 [1]	5 [2]	9 [3]	1 [1]	5 [2]	9 [3]
14° C	9 Uhr morgens	14 500	14 400	14 200	—	—	—
	Nach 4 Stunden	15 700	15 000	14 800	8,3	4,2	4,2
	„ 8 „	20 500	22 000	24 000	41,3	52,8	69
	„ 24 „	260 000	240 000	360 000	1 693,8	1 566,6	2 407
	„ 36 „	4 500 000	1 500 000	3 200 000	30 937,9	10 316,6	22 435,2
		2 [1]	6 [2]	10 [3]	2 [1]	6 [2]	10 [3]
20° C	9 Uhr morgens	14 200	13 900	14 000	—	—	—
	Nach 2 Stunden	19 000	23 000	25 000	33,8	65,5	78,4
	„ 4 „	37 000	50 000	62 000	160,5	259,7	342,8
	„ 8 „	100 000	160 000	320 000	604,2	1 051	2 185,7
	„ 24 „	89 000 000	108 000 000	110 000 000	ca. 626 600	776 878,4	785 614,3
	„ 36 „	200 000 000	160 000 000	180 000 000	„ 1 408 350	1 150 979	1 285 614,3
		3 [1]	7 [2]	11 [3]	3 [1]	7 [2]	11 [3]
30° C	9 Uhr morgens	13 500	13 600	13 400	—	—	—
	Nach 2 Stunden	38 000	123 000	132 000	181,5	804,4	885,1
	„ 4 „	1 200 000	1 420 000	1 500 000	8 788,8	10 341,2	11 094,3
	„ 6 „	5 400 000	8 000 000	9 000 000	39 900	58 738,2	67,064,2
	„ 8 „	30 000 000	28 000 000	30 000 000	222 122	205 782,3	223 780,6
		4 [1]	8 [2]	12 [3]	4 [1]	8 [2]	12 [3]
37° C	9 Uhr morgens	13 900	14 000	13 600	—	—	—
	Nach 2 Stunden	75 000	190 000	270 000	439,5	1 257,1	1 885,3
	„ 4 „	875 000	3 000 000	7 000 000	6 194,9	21 328,5	51 370,6
	„ 6 „	30 000 000	24 000 000	30 000 000	215 727	171 328,6	220 488
	„ 8 „	180 000 000	48 000 000	90 000 000	1 294 864	342 757	661 664,7

der Bakterienzahl zeigt wiederum die pasteurisierte Milch, dieser folgt die Frischmilch und an letzter Stelle steht die sterilisierte Milch. Es scheint also, daß die frische, aseptisch gewonnene Milch nach total 27 Stunden betragender Aufbewahrung bei 14° C keine bakteriziden Merkmale mehr aufweist, sie scheint im Gegenteil den Bakterien schon bessere Lebensbedingungen zu bieten, als die sterilisierte Milch. Besser noch als hier kommt dies nach 36stündiger Versuchsdauer zum Ausdruck. Nach dieser Zeit hat bereits in der Frischmilchprobe eine sehr rasche Vermehrung der Spaltpilze eingesetzt, die bedeutend intensiver ist, als in den beiden übrigen Proben. Während in der Frischmilch die anfängliche Bakterienmenge um ca. 31 000 % zugenommen hat, war dies in der pasteurisierten Milch nur um ca. 22 000 % der Fall und in der sterilisierten Milch nur gar um ca. 10 000 %. Nach dem Verschwinden der spezifisch bakteriziden Kräfte in der Frischmilch, die sich ja allerdings nicht als sehr kräftig wirkend erwiesen haben, scheint das frische Eutersekret, wohl zufolge der unverändert gebliebenen

[1]) 20 ccm frische, aseptisch gewonnene + 1 ccm gestandene Milch (15 St. bei 16—18° C aufbewahrte Milch).

[2]) 20 ccm sterilisierte + 1 ccm gestandene Milch.

[3]) 20 ccm pasteurisierte + 1 ccm 15 Stunden alte Milch.

Nährstoffe, den Mikroorganismen weit bessere Existenzbedingungen bieten zu können, als die pasteurisierte oder gar die sterilisierte Milch. Daß die pasteurisierte Milch quantitativ bessere Resultate zeitigte als die sterilisierte Milch, ist die logische Folge der durch den Erhitzungsgrad bedingten ungünstigen Veränderung der Nährstoffe. Geringes Erhitzen der pasteurisierten Milch bedingt relativ geringe Schädigung, hohes Erhitzen der sterilisierten Milch dagegen vermehrte Schädigung der Bakterienentwicklung. Es könnte hier der Einwand erhoben werden, daß die Frischmilch zufolge ihrer natürlichen bakteriologischen Veranlagung einen von den übrigen Proben verschiedenen Verlauf der bakteriologischen Umsetzungen durchmachen werde. Demgegenüber können wir an Hand von Beobachtungen hinsichtlich der qualitativen Veränderung der Bakterienflora darauf hinweisen, daß die ursprüngliche, wenige 100 Keime pro ccm betragende Mikroflora der Frischmilch selbst gänzlich ausgeschaltet wurde durch die große Menge der eingeimpften Bakterien. Im weiteren konnten wir feststellen, daß in allen 3 Milchproben ausnahmslos die gleichen Veränderungen in der qualitativen Zusammensetzung der Spaltpilzflora vor sich gingen.[1])

Die bei 20° C gehaltenen Milchproben zeigen im wesentlichen das gleiche Bild wie die eben besprochenen, bei 14° C durchgeführten Versuche. Sowohl nach 2, als auch nach 4, 8 und 24stündiger Versuchsdauer weist die geimpfte frische, aseptisch gewonnene Milch die geringste, die pasteurisierte Milch dagegen die stärkste Keimzunahme auf; in der Mitte zwischen beiden steht wiederum die sterilisierte Milch. Nach 36stündigem Aufbewahren der Milchproben ändert sich das eben genannte Verhältnis dahin, daß die Frischmilch am meisten Keimzuwachs aufweist von allen 3 Proben, dieser folgt die pasteurisierte Milch und erst an letzter Stelle steht die sterilisierte Milchprobe.

Beurteilt nach dem Keimzuwachs in der Frischmilchprobe allein wäre zu konstatieren, daß die 20° C betragende Aufbewahrungstemperatur eine schwächere Wachstumsbehinderung bzw. Abtötung von Bakterien bewirkt hat, als eine Temperatur von 14° C. Der Vergleich des Spaltpilzwachstums in frischer Milch mit dem in pasteurisierter und sterilisierter Milch beobachteten ergibt aber, daß bei 20° C Versuchstemperatur die Vermehrungstätigkeit in der frischen Milch bedeutend gehemmter erscheint, als bei 14° C betragender Aufbewahrungstemperatur (vgl. auch S. 312—317).

Die bei 30° C durchgeführten Versuche zeigen nach 2, 4 und 6stündiger Dauer in der Frischmilch zum Teil bedeutend weniger Keimvermehrung, als in den beiden übrigen Milcharten, was darauf schließen läßt, daß auch bei 30° C spezifisch bakterizid wirkende Kräfte sich entfalten konnten. Auch hier zeigt es sich, daß die pasteurisierte Milch durchwegs bessere Bedingungen für die Keimvermehrung bietet, als die sterilisierte Milch, wohl aus den Gründen, die wir schon früher kennen gelernt haben. Nach 8 Stunden Versuchsdauer herrscht in den verschiedenen Milchproben beinahe Übereinstimmung im Bakteriengehalt, selbst in der sterilisierten Milch können wir annähernd soviel Bakterien nachweisen, wie in den beiden übrigen Proben. Würde dieser Versuch zeitlich länger ausgedehnt, so träte voraussichtlich jene Verschiebung in der Reihenfolge der Milchproben hinsichtlich Keimreichtum ein, wie wir sie schon bei anderer Gelegenheit gesehen haben: die frische Milch zeigt bald nach dem Verschwinden bakterizider Kräfte die kräftigste Vermehrungstätigkeit der Bakterien. Der nächste, bei 37° C durchgeführte Versuch, der eine derartige Verschiebung sehr deutlich zeigt, läßt das eben Gesagte mit großer Wahrscheinlichkeit vermuten.

---

[1]) Vgl. auch S. 273—276, 289—291, 305—312, 318—320.

Bei 37° C aufbewahrt, zeigen die verschiedenen Milchproben in den ersten 4 Stunden jenes Bild, wie wir es von den eben besprochenen Versuchen her kennen. Wiederum zeigt die Frischmilch bedeutend stärker gehemmtes Bakterienwachstum, als die sterilisierte oder gar die pasteurisierte Milch. Nach 6 Stunden betragender Versuchsdauer weisen Frischmilch und pasteurisierte Milch ungefähr gleich große prozentuale Vermehrung des anfänglichen Keimgehaltes auf, während die sterilisierte Milch hinsichtlich Größe der Keimzahl den beiden eben genannten Proben etwas nachsteht. Nach weiteren 2 Stunden dominiert die Frischmilch hinsichtlich Spaltpilzmenge, sie weist nach dieser Zeit das Doppelte der in pasteurisierter Milch nachgewiesenen Spaltpilze und ca. das Vierfache der in sterilisierter Milch festgestellten Keime auf. Diese Befunde ergeben, daß die frische Milch — bei Außerachtlassung der spezifisch bakterizid wirkenden Stoffe — eine bedeutend bessere Nährflüssigkeit für die Bakterien darstellt, als die pasteurisierte oder gar die sterilisierte Milch. Ferner wird durch diesen Versuch dargetan, daß wir die bakteriziden Kräfte der Milch, sobald wir diese aus dem verschieden guten Wachstum der Bakterien in frischer, pasteurisierter und sterilisierter Milch ableiten wollen, bedeutend höher veranschlagen müssen, als nach Maßgabe der jeweils gewonnenen Zahlen dargetan wird. Da die sterilisierte bzw. pasteurisierte Milch an und für sich schon eine Keimhemmung verursacht, so wird der Unterschied im Wachstum der Spaltpilze in frischer, aseptisch gewonnener Milch und dem in sterilisierter und pasteurisierter Milch beobachteten sich kleiner gestalten, als er in Wirklichkeit ist.[1])

---

4. Veränderungen in der qualitativen Zusammensetzung der Spaltpilzflora im Verlaufe der bakteriziden Phase der Milch.

Die von uns bis anhin hinsichtlich der bakteriziden Phase mitgeteilten Versuchsresultate erstreckten sich im allgemeinen darauf, die Veränderungen des Keimgehaltes des frischermolkenen Eutersekretes in q u a n t i t a t i v e r Richtung festzustellen vom Melkakt hinweg bis zu kürzer oder länger dauernder Aufbewahrung der Milch. In gleicher Weise wurde auch der Einfluß des Frischmilchzusatzes zu gestandener und verschmutzter Milch verfolgt, ohne daß hierbei der Veränderung der Spaltpilzflora der Milchproben in q u a l i t a t i v e r Hinsicht Erwähnung getan worden wäre. Um nun auch in dieser Richtung einigen Aufschluß zu bekommen, geben wir in Nachfolgendem einige, anläßlich der Durchführung der vorstehend besprochenen Versuche gemachten Beobachtungen wieder.

Was zunächst die in den von uns verwendeten Milchproben (auf gewöhnliche Art und Weise, doch recht reinlich gewonnener, sowie aseptisch ermolkener Milch) sofort nach dem Melken angetroffenen Bakterienarten anbetrifft, so ist zu sagen, daß wir in den meisten Fällen eine, durch reiche Pigmentbildung ausge-

---

[1]) Vgl. auch S. 277, 287, 291—292, 320—322.

zeichnete Kokkenflora feststellen konnten. Im Verlaufe der Aufbewahrung des frischermolkenen Eutersekretes trat öfters keine wesentliche Änderung in der bakteriologischen Beschaffenheit der Milchproben ein, indem in manchen Fällen, bis zu eintretender Koagulation der Flüssigkeit die Kugelbakterien vorherrschten. Innerhalb der verschiedenen Kokkenspezies trat während der Dauer der Versuche fast stets eine Verschiebung in dem Sinne ein, als die einen oder anderen Arten einige Stunden nach dem Melken teils vorübergehend, teils für immer das Feld räumen mußten, während an ihre Stelle zumeist andere Spaltpilzspezies der nämlichen Gattung traten. Diese Verhältnisse wechselten nun je nach der Temperatur, bei der die Milchproben aufbewahrt wurden; in manchen Fällen wurde die anfänglich festgestellte Spaltpilzflora völlig durch eine andere, zu Beginn des Versuches nicht oder doch nur in geringer prozentualer Vertretung nachweisbare verdrängt, oft zum größten Teil, hie und da aber auch ganz.

Ein Versuch, bei dem die zur Verwendung gelangte, auf gewöhnliche Art und Weise, aber doch recht reinlich gewonnene Milch sowohl bei 14, 20, 30 und 37° C auf bakterizide Fähigkeiten geprüft wurde, ergab folgende Resultate hinsichtlich der qualitativen Veränderung der Spaltpilzflora:

a) Bei 14° C Aufbewahrungstemperatur: Die sofort nach dem Melken durch Plattenaussaat mittels gemischtem Zuckeragar eruierte Spaltpilzflora vorliegender Milchprobe ergab das Vorhandensein von lauter Kokken, die in den verschiedenfarbigsten Kolonien wuchsen. Bis nach 57 Stunden dauernder Aufstellung der Milch bei 14° C blieb die nach dem Melken festgestellte Kokkenflora — mit Ausnahme einer Kugelbakterie, die in dunkelorangen Kolonien wuchs und sofort nach dem Melken ca. 5 % sämtlicher Keime ausmachte, dann aber verschwand — die gleiche.

b) Bei 20° C Aufbewahrungstemperatur: Die sofort nach dem Melken, sowie nach 3 Stunden umfassender Versuchsdauer festgestellte ausschließliche Kokkenflora zeigt eine reichhaltigere Zusammensetzung, als nach 6 stündiger Aufbewahrung, nach welcher Zeit die in zitronengelben sowie in dunkelorangen Kolonien wachsenden Kokkenspezies kulturell nicht mehr nachgewiesen werden können. Nach 18—21 stündiger Versuchsdauer besteht die Bakterienflora aus rund 80 % Kokken verschiedenster Art, 8 % Bacillus mesentericus Flügge und 12 % Bacillus mycoides Flügge.

c) Bei 30° C Aufbewahrungstemperatur: Bis nach 9 stündiger Aufbewahrung der Milchprobe bleibt die sofort nach dem Melken festgestellte, ausschließliche Kokkenflora unverändert bestehen; nach 12 Stunden Versuchsdauer lassen sich neben den Kugelbakterien noch rund 2 % Bac. mycoides und rund 3 % Bac. mesentericus kulturell nachweisen.

d) Bei 37° C Aufbewahrungstemperatur: Bis nach 6 stündiger Dauer des Versuches bleibt die anfänglich festgestellte Kokkenflora die gleiche, nach 9stündiger Aufbewahrung bei Bruttemperatur treten rund 3 % Bac. mycoides hinzu.

Zusammenfassend können wir also feststellen, daß sowohl bei 14 und 20° C, als auch bei 30 und 37° C die sofort nach dem

Melken festgestellte Kokkenflora während unseres ganzen Versuches sich zu behaupten vermag, und zwar bei 14° C ausschließlich und bei den übrigen Versuchstemperaturen bis auf wenige Prozent, die durch *Bac. mesentericus* und *Bac. mycoides*, die gegen Ende der Versuchsanstellung kulturell nachgewiesen werden können, beansprucht werden.

Ein weiterer, gleich angelegter Versuch mittels auf gewöhnliche Art und Weise, doch recht reinlich ermolkener Milch ergab folgende Resultate:

a) Bei 14° C Aufbewahrungstemperatur: Bis nach 27stündiger Aufbewahrung der Milchprobe kann die sofort nach dem Melken festgestellte, reichhaltige, ausschließliche Kokkenflora nachgewiesen werden; nach 30stündiger Aufstellung bei 14° C treten rund 6, nach 50 Stunden rund 25 und nach 4 Tagen rund $^{1}/_{2}$ % Bacterium fluorescens (Flügge) L. et N. hinzu.

b) Bei 20° C Aufbewahrungstemperatur: In den ersten 10 Stunden des Versuches sind 4 verschiedenfarbige Kokkenspezies nachzuweisen, späterhin nur noch deren 2 (vorwiegend ein weißer Kokkus). Mit zunehmendem Alter der Milchproben treten größere Mengen einer in grauen Kolonien wachsenden Kurzstäbchenart (alkalibildendes Kurzstäbchen nach Wolff) auf, nach 30 Stunden Aufbewahrungszeit ist diese Bakterienart allein durch die Kultur nachweisbar, während nach 33 und 36stündiger Versuchsdauer rund $^{1}/_{2}$ % Bac. mycoides hinzutreten.

c) Bei 30° C Aufbewahrungstemperatur: Bis zu 7 Stunden Aufbewahrungszeit herrscht eine sehr reichhaltige Kokkenflora vor, nach dieser Zeit treten wiederum die schon bei 20° C betragender Aufbewahrungstemperatur beobachteten alkalibildenden Kurzstäbchen auf. Nach 13stündiger Aufstellung der Milchproben im Brutraum bei 30° C ist die letztgenannte Bakterienart — neben rund 4 % Bac. mycoides — allein nachweisbar.

d) Bei 37° C Aufbewahrungstemperatur: Nach 7 Stunden Versuchsdauer sind gleiche Verhältnisse zu beobachten, wie bei 30° C betragender Aufbewahrungstemperatur; nach 10 Stunden Bebrütungszeit der Milch bei 37° C sind wiederum, neben rund 6 % Bac. mycoides, die alkalibildenden Kurzstäbchen allein durch die Kultur nachzuweisen.

Eine ganze Reihe weiterer Untersuchungen hinsichtlich der qualitativen Veränderung der Spaltpilzflora einer auf gewöhnliche Art und Weise, doch recht reinlich ermolkener Milch im Verlaufe der bakteriziden Phase, führten zu ähnlichen Resultaten. In der Regel war die sofort nach dem Melken festgestellte Kokkenflora eine überaus reichhaltige, mit fortschreitender Versuchsdauer verschwanden dann aber die meisten Vertreter dieser Gattung. An deren Stelle traten einzelne Kokkenspezies oder dann aber die alkalibildenden Kurzstäbchen neben geringen Prozentsätzen von *Bac. mycoides* und *Bac. mesentericus*. Bei 14° C Aufbewahrungstemperatur vermochte auch *Bact. fluorescens*, das zu Beginn des Versuches nicht kulturell nachgewiesen werden konnte, zum Teil einen ganz wesentlichen prozentualen Anteil an der Gesamtflora zu erwerben. Die einzelnen Kokkenspezies verhielten sich gegen-

über den bakteriziden Einflüssen der frischen Milch verschieden, einzelne Arten wurden deutlich geschädigt, insofern, als sie sowohl prozentual als auch absolut mit zunehmender Aufbewahrungsdauer zurückgingen. Andere Kokkenspezies vermochten sich dagegen während der ganzen Versuchsdauer sowohl prozentual als auch absolut zu vermehren und zeigten demzufolge keinerlei durch die Kultur wahrnehmbare schädigende Einflüsse seitens der Frischmilch.

In Nachfolgendem seien einige Beobachtungen hinsichtlich der Veränderung der Spaltpilzflora in qualitativer Hinsicht wiedergegeben, die wir anläßlich der Versuche mit aseptisch ermolkener Milch machen konnten.

Bei 3 aus den verschiedenen Gemelkfraktionen einer Zitze entnommenen und zu 16—18° C gestellten Milchproben wurden folgende Verhältnisse angetroffen:

Erste 100 ccm Milch: Sofort nach dem Melken bestand die Spaltpilzflora zu 55 % aus weiße, zu 20 % aus gelbe Kolonien bildenden Kokken, ferner waren zu 24 % diverse unbekannte Kurzstäbchen und 1 % in gelbgrünen Kolonien wachsende Sarcinen nachzuweisen; nach 4 sowie nach 10 Stunden waren es 50 % weiße Kolonien bildende und 36 % gelbe Kolonien produzierende Kokken neben 14 % zumeist alkalibildenden Kurzstäbchen; nach 12 Stunden waren 93 % in weißen Kolonien wachsende Kokken, 6 % alkalibildende Kurzstäbchen sowie 1 % andere, unbekannte Kurzstäbchen nachweisbar. Nach 24 bzw. 30 Stunden dauernder Aufbewahrung sind 10 bzw. 20 % in grauen Kolonien wachsende, alkalibildende Kurzstäbchen kulturell nachweisbar, die übrige Spaltpilzflora wird durch weiße und gelbe Kokken, die im Verhältnis 2 : 1 auf den Agarplatten zu beobachten sind, repräsentiert.

Mittlere 100 ccm Milch: Die bakteriologische Prüfung sofort nach dem Melken ergab folgendes: 70 % der Spaltpilzflora bestanden aus weißen Kokken, 10 % aus unbekannten Kurzstäbchen, 10 % aus in gelbgrünen Kolonien wachsenden Sarcinen, 10 % aus karminrote Kolonien bildenden, kugelförmigen Sproßpilzen. Nach 10 Stunden dauernder Aufbewahrung der Milchprobe bei 20° C ergab die Prüfung 50 % in weißen Kolonien wachsende Kokken, 30 % gelbgrüne Kolonien bildende Sarcinen, 8 % karminrote Kolonien produzierende kugelförmige Sproßpilze sowie 12 % unbekannte Kurzstäbchen. Die Untersuchung der Mikroflora nach 12stündiger Aufbewahrungszeit ergab in 87 % sämtlicher Keime weißes Pigment bildende Kokken und 13 % zumeist alkalibildende Kurzstäbchen; nach 24 Stunden waren es 60 % weiße Kokken, 35 % zumeist alkalibildende Kurzstäbchen und 5 % gelbe Kokken. Nach 36stündiger Versuchsdauer bestand die Spaltpilzflora zu 50 % aus alkalibildenden Kurzstäbchen und zu je 25 % aus weißen und gelben Farbstoff produzierenden Kokken.

Letzte 100 ccm Milch: Die Spaltpilzflora bestand sofort nach dem Melken zu 35 % aus gelben Kokken, zu 25 % aus weißes Pigment erzeugenden Kokken, zu 25 % aus diversen, zumeist alkalibildenden Kurzstäbchen und zu 15 % aus in gelbgrünen Kolonien wachsenden Sarcinen. Nach 4stündiger Aufbewahrung der Milchprobe bei 20° C blieb sich die nach dem Melken festgestellte bakteriologische Zusammensetzung gleich, immerhin mit dem Unterschied, daß hier noch ca. 1 % in karminroten Kolonien wachsende kugelförmige Sproßpilze kulturell nachgewiesen werden konnten. Nach 10stündiger Aufbewahrung ist eine wesentliche Verschiebung des prozentualen Anteils der einzelnen Spaltpilzarten eingetreten. 60 % der Gesamtflora bestehen aus zumeist alkalibildenden Kurz-

stäbchen und je 20 % aus gelben und weißen Kokkenspezies. Nach weiteren 2 Stunden beträgt der Anteil der alkalibildenden Kurzstäbchen an der Gesamtflora 80 %, und nach 24 Stunden dauernder Aufbewahrung sind diese zu 98 % der gesamten Spaltpilzmenge vertreten. Der Rest wird durch je 1 % gelbes bzw. weißes Pigment bildende Kokken dargestellt. Vereinzelt weist die Milchprobe nach dieser Zeit auch eine schon zu Beginn des Versuches nachgewiesene Sarcina auf (in einem Bruchteil von 1 %). Nach 36 stündiger Versuchszeit ist die qualitative Zusammensetzung der Mikroflora die gleiche wie nach 24 stündiger Aufbewahrung, mit dem Unterschied jedoch, daß die in gelbgrünen Kolonien wachsende Sarcina nicht mehr nachgewiesen werden kann durch die Kultur mittels Platten aus gemischtem Zuckeragar.

Aus den soeben besprochenen Versuchen hinsichtlich der qualitativen Veränderung der Spaltpilzflora einer aseptisch gewonnenen Milch im Verlaufe der bakteriziden Phase geht hervor, daß die sofort nach dem Melken festgestellte Mikroflora nicht während der ganzen Dauer der Versuche dieselbe blieb, sondern daß da mannigfache Verschiebungen im prozentualen Anteil der einzelnen Bakterienspezies an der Gesamtflora stattfanden. Sehr oft kam es auch vor — wie wir dies übrigens schon bei auf gewöhnliche Art und Weise, doch recht reinlich ermolkener Milch gesehen haben —, daß gewisse Spaltpilzspezies, wie z. B. die alkalibildenden Kurzstäbchen, die in der frischermolkenen Milch nur in wenigen Prozenten oder gar nicht kulturell nachgewiesen werden konnten, im Verlaufe der Aufbewahrung stark in den Vordergrund traten.

Im Anschlusse an die eben mitgeteilten Untersuchungsresultate wollen wir noch einige Beobachtungen über die Veränderungen der Mikroflora in qualitativer Hinsicht von mit 15 Stunden alter Milch geimpften Parallelproben von frischer, aseptisch gewonnener, sterilisierter und pasteurisierter Milch wiedergeben.

Bei 14° C Aufbewahrungstemperatur durchgeführte Versuche mit den 3 genannten Milcharten, die zu 20 ccm in sterile Erlenmeyer kölbchen abgefüllt, mit je 1 ccm einer 15 Stunden alten, bei 16—18° C gestandenen Milch geimpft wurden, ergaben, daß die ursprüngliche ausschließliche Kokkenflora der Milchgemische im Verlaufe der Aufbewahrung verdrängt wurde durch Bact. fluorescens, welche Bakterienart gegen Ende der Versuche sowohl in frischer, als auch in pasteurisierter und sterilisierter Milch allein kulturell nachgewiesen werden konnte. Dies traf ebenso, wenn auch nicht in vollem Umfange, bei 20° C betragender Aufbewahrungstemperatur zu, indem Bact. fluorescens wiederum in größerem Prozentsatz in allen 3 Milchgemischen nachgewiesen werden konnte. Auch die Verteilung des übrigbleibenden prozentualen Anteils verschiedener Kokkenspezies war in allen 3 Milchproben eine gleichartige. Bei 30 und 37° C der Aufbewahrung vermochten wiederum, wie wir dies schon früher beobachten konnten, die alkalibildenden Kurzstäbchen im Verlaufe des Versuches prozentual in den Vordergrund zu treten, und zwar sowohl in frischer, als auch in sterilisierter und pasteurisierter Milch, während die zu Beginn der Versuchsanstellung allein nachweisbare Kokkenflora zurückgedrängt wurde.

Alles in allem wäre also zu konstatieren, daß sowohl in frischer, als auch in pasteurisierter und in durch Wärme sterilisierter Milch

ungefähr die gleichen Verschiebungen in der qualitativen Zusammensetzung der Spaltpilzflora stattfinden, was darauf schließen läßt, daß ein in den Milchproben sich abspielender Konkurrenzkampf, der in Frischmilch vielleicht durch die spezifisch bakteriziden Kräfte unterstützt wird, auslesend auf die verschiedenen Spaltpilzspezies wirkt.

---

5. Die Beeinflußbarkeit der Versuchsresultate hinsichtlich bakterizider Eigenschaften der frischermolkenen Kuhmilch.

Bei Besprechung der bis anhin bezüglich der Bakterizidie der Milch durchgeführten Versuche konnten wir verschiedentlich darauf hinweisen, daß, je nach der Art der Versuchsanstellung, die von den einzelnen Forschern bei der Prüfung einer Milch auf bakterizide Eigenschaften eingehalten wurde, recht verschiedene Resultate erzielt worden sind. Sehr oft haben Mißerfolge, die zweifelsohne in einer Großzahl der Fälle auf eine fehlerhafte Versuchsanordnung zurückgeführt werden müssen, dazu geführt, daß das Vorhandensein bakterizider Kräfte in der Milch überhaupt in Abrede gestellt wurde. In Nachfolgendem wollen wir den Einfluß verschiedener Faktoren auf die Versuchsresultate hinsichtlich bakterizider Eigenschaften der frischermolkenen Kuhmilch kurz erörtern.

a) Der Einfluß des Alters der zur Versuchsanstellung verwendeten Milch.

Löhnis (16) hat darauf hingewiesen, daß einige, bezüglich des Vorhandenseins bakterizider Kräfte in der Milch durchgeführte, negativ verlaufene Versuche verschiedener Forscher sicher darauf zurückzuführen seien, daß die benutzte, dem Handel entnommene Milch bereits ziemlich alt war, als sie in die Hände der Versuchsansteller gelangte.

In der Literatur begegnet man öfters Angaben, dahingehend, daß in den ersten zwei Stunden nach dem Melken keine Veränderung im Keimgehalt festzustellen sei. An Hand einer ganzen Reihe von Versuchsresultaten konnten wir jedoch feststellen, daß die nach dem Melken festgestellte Keimzahl im Verlaufe der ersten 2 Stunden der Aufbewahrung zum Teil ganz beträchtlich zurückging (um 5, 6 und 35,4 % des anfänglichen Bakteriengehaltes). In einem Versuche, bei dem die Aufstellung der Milchprobe bei 14 ° C erfolgte, konnte schon 1 Stunde nach dem Melken ein Zurückgehen der Spaltpilzmassen um 17,1 % konstatiert werden. Diese Befunde genügen, um darzutun, wie wichtig es ist, daß die zu Versuchszwecken verwendete Milch erstmals am Orte der Gewinnung, sofort nach dem Melken, auf geeigneten Nährsubstraten quantitativ bakteriologisch untersucht wird. Werden die Milch-

proben bei höheren Temperaturgraden auf bakterizide Eigenschaften untersucht, so ist diese Forderung um so eher angebracht, weil dann die bakterientötenden bzw. keimhemmenden Kräfte in der Regel nur schwach und kurzdauernd in die Erscheinung treten.

b) Der Einfluß des Schüttelns der Milchproben vor deren Verarbeitung auf Agarplatten.

Rosenau und Mac Coy (18) haben sich dahin ausgesprochen, daß die Ursache der oft vermißten Verringerung des anfänglich in der Milch nachweisbaren Keimgehaltes darin liegen könne, daß die Zählungsergebnisse an sich dadurch wesentlich im positiven oder negativen Sinne beeinflußt würden, indem in der Milch Konglomerate von Bakterien auftreten oder zerfallen. Max Bub (3), der Kolostralmilch auf bakterizide Eigenschaften prüfte, fand, wenn er eine bestimmte Bakterienart (Bact. coli, Bact. paratyphi A und B oder Bac. pyocyaneus) in Kolostralmilch einimpfte und die Proben nach 6stündigem Aufenthalt im Brutschrank bakteriologisch untersuchte, bei 5 Minuten dauerndem kräftigen Durchschütteln der Milch unverhältnismäßig viel mehr Keime, als wenn er die Milchproben nur mäßig schüttelte vor deren Verarbeitung auf künstliche Nährböden. Bub schließt aus seinen Befunden, daß die anfängliche Verminderung der Keimzahl in Kolostralmilch, sowie auch die Wachstumsbehinderung der Bakterien nur eine scheinbare sei und auf einer Agglutination der Spaltpilze beruhe. In einer früheren Arbeit, die sich u. a. auch mit dem Einfluß des Schüttelns auf die Größe der feststellbaren Keimzahlen in Frischmilch befaßte (17), konnten wir feststellen, daß ein 5 Minuten dauerndes, kräftiges Durchschütteln der Milchproben vor ihrer Verarbeitung auf verschiedene Nährsubstrate 9—137,7 % mehr Keime auf den Platten zu Kolonien angehen ließ, als wenn die Milch vor der Probeentnahme nur gut durchgemischt wurde. Es ist nun ohne weiteres klar, daß es bei der Untersuchung einer Milch auf bakterizide Eigenschaften von großer Wichtigkeit ist, daß der Verarbeitung der Milchproben ein kräftiges, im Minimum 5 Minuten dauerndes Durchschütteln vorangehen muß.

Einige, die Resultate der in der eben zitierten Arbeit ergänzende Versuche führten zu folgenden Ergebnissen:

Zur Verarbeitung gelangt eine frische, auf gewöhnliche Art und Weise doch recht reinlich ermolkene Kuhmilch. In 2 sterile Kölbchen werden sofort nach dem Melken und sodann nach bestimmten Zeiten der Aufbewahrung je 1 ccm der gut durchmischten, bei 14° C gehaltenen Milchprobe gegeben und nachher bis zur Marke (100 ccm) mit sterilem Wasser aufgefüllt. Das eine Kölbchen wird hierauf während 5 Minuten kräftig geschüttelt und dann in seinem Inhalt auf Plattenkulturen von gemischtem Zuckeragar verarbeitet. Nach gutem Durchmischen des 2. Kölbcheninhaltes ohne folgendes Schütteln werden auch aus dieser Probe in gleicher Weise Plattenkulturen gegossen. Die Resultate dieses Versuches sind in nachfolgender Tabelle 45 zusammengestellt und ergeben sehr deutlich den gewaltigen Einfluß des kräftigen Schüttelns auf die Keimzahlbestimmung. Schon sofort nach der Gewinnung ist die Differenz zwischen der geschüttelten und der nicht geschüttelten Milchprobe eine ganz ansehnliche (16,9 %), was darauf schließen läßt, daß offenbar schon im Euter drin sich kleine Bakterienhäufchen lokalisiert vorfinden, die durch den Melkakt ausgewaschen werden und sich dann durch kräftiges, 5 Minuten dauerndes Schütteln zerteilen lassen. Nach $^1/_2$, 1 und 3stündigem Aufstellen der Milch bei 14° C ist die Differenz zwischen

Tabelle 45.

Zeit der Versuchsanstellung	Keimzahlen pro ccm Milch		Durch kräftiges Schütteln bedingte Erhöhung der nachweisbaren Bakterien pro ccm Milch	
	In der gut durchgemischten Probe	In der kräftig geschüttelten Probe	a) absolut	b) in %
Sofort nach dem Melken	65 000	76 000	11 000	16,9
Nach 1/2 Stunde .	64 000	76 000	12 000	18,7
„ 1 „ . .	49 000	63 000	14 000	28,6
„ 3 Stunden .	39 000	48 000	9 000	23
„ 5 „ .	47 000	48 000	1 000	2,1
„ 9 „ .	34 000	46 000	12 000	35,3
„ 12 „ .	39 000	52 000	13 000	33,3
„ 15 „ .	34 000	39 000	5 000	14,7
„ 18 „	39 000	49 000	10 000	25,6
„ 21 „ .	45 000	110 000	65 000	144,4
„ 24 „ .	305 000	480 000	175 000	57,7

dem Keimgehalt der geschüttelten und dem der nur durchgemischten Milch etwas größer als sofort nach dem Melken; nach 5 Stunden dagegen ist sie äußerst gering. Am größten wird der Unterschied nach 21 Stunden umfassender Versuchsdauer, indem zu dieser Zeit die nur durchgemischte Milch noch wesentlich weniger Keime aufweist, als sofort nach dem Melken, während die geschüttelte Parallelprobe schon deutlich den Übergang vom sichtlich gehemmten zum kräftigen Bakterienwachstum aufweist, da die Keimzahl ganz bedeutend über jener steht, die sofort nach dem Melken festgestellt wurde. Der Überschuß im Keimgehalt der geschüttelten Probe über den der nur durchgemischten beträgt hier rund 145 %. Wie wir also aus diesem Versuche ersehen können, liefert uns die geschüttelte Milch weit bessere Resultate zum Nachweis der bakteriziden Wirkung der Milch als das nur gemischte Eutersekret.

Ein weiterer Versuch, der mit einer aseptisch ermolkenen Kolostralmilch (erstes Gemelk nach der Geburt) durchgeführt wurde, ergab nachfolgende, bei 20° C Aufbewahrungstemperatur erzielte Resultate (siehe Tabelle 46):

Tabelle 46.

Zeit der Versuchsanstellung	Keimzahlen pro ccm Milch		Durch kräftiges Schütteln erzielte Zunahme an nachweisbaren Bakterien	
	In der gemischten Probe	In der kräftig geschüttelten Probe	absolut	in %
Sofort nach dem Melken	10 000	11 000	1 000	10
Nach 3 Stunden .	6 500	8 500	2 000	30,8
„ 6 „ .	5 500	6 200	700	12,7
„ 9 „ .	5 600	6 200	600	10,7
„ 12 „ .	4 800	5 000	200	4,1
„ 15 „ .	4 000	5 300	1 300	32,5
„ 27 „ .	5 500	10 500	5 000	90,9
„ 36 „ .	8 000	63 000	45 000	250

Auch bei dieser Milch ist ein ähnliches Bild zu beobachten, wie bei der vorhergehend besprochenen Probe, indem wiederum die geschüttelte Milch ganz beträchtlich höhere Keimzahlen nachweisen läßt, als die nur durchgemischte. Was bei vorliegendem Versuch besonders auffällt, ist die sehr lange Dauer der bakteriziden Phase bei der verwendeten Kolostralmilch. Es bestätigt dies verschiedene, in der Literatur sich findende Angaben, wonach Kolostralmilch eine länger dauernde und zum Teil auch kräftigere bakterizide Wirkung auslöst, als das gewöhnliche Eutersekret.

Die vorstehend angeführten Resultate, die durch eine ganze Anzahl weiterer Versuche (die wir hier jedoch nicht wiederzugeben brauchen, weil sie ganz ähnlich lauteten) bestätigt werden, mögen genügen, um die Forderung zu begründen, daß die Milchproben vor ihrer Verarbeitung auf künstliche Nährsubstrate mindestens 5 Minuten kräftig geschüttelt werden müssen. Auch Bakterienaufschwemmungen, in frische, pasteurisierte oder sterilisierte Milch verbracht, sind gleich zu behandeln, da beobachtet werden konnte, daß z. B. beim Einimpfen von 1 ccm 15 Stunden alter Milch in 20 ccm pasteurisierte bzw. sterilisierte Milch diese, nach verschiedenen Zeitintervallen untersucht, recht verschiedene Bakterienmengen ergibt, je nachdem die Probe vor dem Verarbeiten längere Zeit geschüttelt oder aber nur gut durchmischt wurde. Diese Befunde lassen sich leicht erklären dann, wenn wir uns vergegenwärtigen, daß gewisse Bakterienarten durch die bakteriziden Kräfte der Milch nicht oder doch nur unwesentlich geschädigt werden und sich demzufolge schon zu Beginn der jeweiligen Versuche reichlich zu vermehren vermögen. Bei dieser Vermehrung wird es nun oft vorkommen, daß eine ganze Reihe von Zellen beieinandersitzen, sei es in Häufchen (Kokken usw.) oder in Ketten (Stäbchen und Streptokokken usw.). Auch agglutinierende Kräfte der Milch können bewirken, daß Bakterien zusammengeballt werden. Diese in der Milch suspendierten Bakterienhäufchen und -Ketten werden nun in vielen Fällen durch bloßes gutes Durchmischen der Milchproben zerteilt, sehr oft aber — und dies namentlich in Kolostralmilch, die vielfach von schleimiger Konsistenz ist — wird hierzu kräftiges, einige Minuten andauerndes Schütteln notwendig sein.

c) Der Einfluß der Bebrütungsdauer der Agarplatten.

In einer schon mehrmals zitierten Arbeit (17) haben wir eine Anzahl Versuche besprochen, die feststellten, wie lange im allgemeinen die Agarplatten bebrütet werden müssen, um ein möglichst vollständiges Bild der auf Agarplatten wachsenden, aus Frischmilch stammenden Spaltpilzflora zu erhalten. Wir fanden, daß in vielen Fällen eine 4tägige Bebrütung der Agarkulturen bei 30° C mit anschließender 6tägiger Aufbewahrung der Platten bei 18—20° C nötig war, um alle, mittels Agarplatten nachweisbaren Bakterien zu Kolonien angehen zu lassen. In wenigen Fällen konnte schon nach 3—4tägiger Bebrütung der Kulturen bei 30° C die Maximalkeimzahl festgestellt werden, doch

bildeten solche Versuche die Ausnahme. Auch einige in der oben zitierten Arbeit niedergelegte Versuchsergebnisse hinsichtlich der zweckmäßigsten Aufbewahrungstemperatur für Agarkulturen aus frischer Milch mögen hier Erwähnung finden. Die Prüfung erstreckte sich auf nachfolgende Temperaturgrade und Aufbewahrungszeiten für die Aufstellung der Agarplatten:

1. 10tägige Aufstellung der Agarkulturen bei 20° C,
2. 10 „ Bebrütung „ „ „ 30° C,
3. 10 „ „ „ „ „ 37° C,
4. 4 „ „ „ Agarplatten „ 30° C mit nachfolgender 6 tägiger Aufstellung der Kulturen bei 20° C.

Die Versuche ergaben, daß die 10tägige Bebrütung der Agarplatten bei 30° C am meisten Keime zu Kolonien angehen ließ. Demzufolge wurden sämtliche, in dieser Arbeit besprochenen Kulturen mittels Platten von gemischtem Zuckeragar 10 Tage bei genannter Temperatur bebrütet und erst nach dieser Zeit gezählt und untersucht.

In einer neueren Arbeit von Brudny (2) wird die Forderung aufgestellt, Keimzahlbestimmungen mittels Platten aus aseptisch gewonnener, frischer Rohmilch erst nach 10 Tagen vorzunehmen. Max Bub (3), der Untersuchungen hinsichtlich bakterizider Eigenschaften der Kolostralmilch durchführte, nahm die Zählung der aus aseptischer Milch angegangener Bakterienkolonien schon nach 24 bzw. 48 Stunden vor, also nach einer Zeit, die nach Brudnys und unseren eigenen Befunden zu kurz bemessen war.

Es ist einleuchtend, daß die Resultate hinsichtlich der in frischer Milch sich vorfindenden Keimmengen und damit auch bezüglich der Intensität bakterizider Einflüsse des frischermolkenen Eutersekretes bedeutend schwanken müssen, je nachdem das Zählen der Plattenkulturen bei kürzer oder länger dauernder Bebrütung vorgenommen wird. Im allgemeinen wird es von großem Vorteil sein, 10 Tage Bebrütungsdauer der Agarkulturen bei 30° C einzuhalten; neben der Gewähr, alle Keime, denen das Wachstum auf den Agarplatten aus gemischtem Zuckeragar überhaupt möglich ist, während dieser langen Zeit zur Kolonienbildung veranlassen zu können, haben wir im weiteren den Vorteil, daß die Diagnose der Kolonien eine leichtere wird, indem die pigmentbildenden Bakterien diese ihre Eigenschaft dann voll zur Geltung bringen. Auch die punktförmigen, zumeist Tiefenkolonien umfassenden Bakterienanhäufungen erreichen bis dahin eine Größe, die die Identifizierung der betreffenden Spaltpilzspezies wesentlich erleichtert.

d) Der Einfluß der Versuchstemperatur.

Es ist von verschiedenen Seiten darauf aufmerksam gemacht worden, daß namentlich die bei tiefen Temperaturgraden erzielten Resultate hinsichtlich der Bakterizidie der Milch zum großen Teil,

oder sogar völlig auf Kältewirkungen zurückzuführen seien. Man ging hierbei von der Voraussetzung aus, daß ein großer Prozentsatz der in frischermolkener Milch sich vorfindenden Spaltpilze, besonders die Euterkokken an eine hohe, 37° C betragende Aufbewahrungstemperatur angepaßt seien und daß diese Bakterien, bei Temperaturen von 5—14° C aufbewahrt, zugrunde gehen müßten oder sich zum mindesten nicht vermehren könnten. Wie wir an Hand verschiedener Versuchsresultate feststellen konnten, sind in der Tat solche Kältewirkungen des öfteren mit aller Deutlichkeit zu konstatieren; z. B. ergaben Parallelproben von frischer, pasteurisierter und sterilisierter Milch, die mit bestimmten Mengen einer 15 Stunden alten Milch geimpft und bei 14° C aufbewahrt wurden, überall die nämlichen Keimhemmungserscheinungen. (Vgl. Versuchsergebnisse auf S. 318—319 und 330—332.) Hieraus geht hervor, daß die, namentlich bei tiefen Temperaturgraden konstatierte Bakterizidie der frischen Rohmilch zu einem ganz erheblichen Teil auf Kältewirkungen zurückzuführen ist, voraussichtlich der größere Teil, als der auf die spezifisch bakterizide Wirkung des frischen Eutersekretes selbst entfallende. Verschiedene Forscher glaubten, annehmen zu dürfen, daß, wenn überhaupt spezifisch bakterizid wirkende Kräfte der frischen Milch eigen seien, diese bei höherer Temperatur, speziell bei 30—37° C, besser wirksam sein müßten, als bei tieferen Temperaturgraden. In der Tat konnte Koning (13) in Kolostralmilch, die er bei 37° C aufbewahrte, größere keimtötende bzw. bakterienhemmende Wirkungen beobachten, als bei tiefer Temperatur. Bei gewöhnlich ermolkener Milch konnten keine entsprechenden Beobachtungen gemacht werden, aus dem Grunde, weil keine vergleichenden Versuche mit geimpfter sterilisierter oder pasteurisierter Milch angestellt wurden. Ohne diese Vergleichsproben zu verwenden, konnte man einfach sehen, daß wohl in den ersten 3—5 Stunden (vgl. S. 277—284) ein Rückgang der Keimzahl in mehr oder weniger großem Umfange eintrat, daß aber bald darauf kräftige Vermehrung der Spaltpilze einsetzte. Die Verwendung der genannten Milcharten in geimpftem Zustande als Kontrollproben ergab, daß die Keimhemmung auch bei gewöhnlicher Milch bei 30 und 37° C eine bedeutend größere ist, als gewöhnlich angenommen wird. Wenn auch in der Regel ein direkter Rückgang der anfänglichen Keimmenge nicht oder doch nur in sehr geringem Maßstabe eintrat, so war doch zu konstatieren, daß in mit gestandener Milch geimpfter sterilisierter bzw. pasteurisierter Milch die Wachstumsintensität der Spaltpilze eine weitaus kräftigere war, als in der unter gleichen Bedingungen stehenden frischen Milch.

Bei der Prüfung einer frischermolkenen Milch auf bakterizide Eigenschaften bei verschiedenen Temperaturgraden ist es notwendig, die Versuchsanordnungen so zu treffen, daß Trugschlüsse nach Möglichkeit ausgeschaltet werden können.

---

6. Die Ursachen der bakteriziden Eigenschaften der frischermolkenen Kuhmilch.

Bei Besprechung unserer, hinsichtlich bakterizider Eigenschaften der frischermolkenen Kuhmilch angestellten Versuche konnten wir durchwegs feststellen, daß dem frischgewonnenen Eutersekret eine mehr oder weniger kräftige keimtötende bzw. das Bakterienwachstum behindernde Kraft zukommt. Wir hatten hierbei des öfteren Gelegenheit, darauf hinweisen zu können, daß sich unsere Befunde nicht immer mit den in der Literatur angetroffenen Versuchsergebnissen der verschiedenen Autoren deckten und im weiteren, daß die Resultate der auf diesem Gebiete arbeitenden Forscher innert weiten Grenzen schwankten. In gleicher Weise nun, wie die Ansichten hinsichtlich der Äußerungen bakterizider Kräfte in der Milch bei den einzelnen Autoren auseinandergehen, werden auch die Ursachen der merkwürdigen Erscheinung der Bakterizidie verschieden zu deuten versucht. Die Einen glauben, es handle sich bei den bakterientötenden bzw. keimhemmenden Eigenschaften des frischen Eutersekretes einfach um eine Wachstumshemmung der Bakterien aus dem Grunde, weil die Milch zufolge ihrer chemischen Zusammensetzung für viele Spaltpilze ein ungünstiges Nährmedium darstelle. Andere Forscher wiederum, die bei ihren Versuchen Resultate erzielen konnten, die gegen das Vorhandensein bakterizider Kräfte in der Milch sprachen, wollten festgestellt wissen, daß technische Fehler bei der Versuchsanstellung eine vermeintliche bakterizide Phase der Milch in die Erscheinung treten lassen können. — Im weiteren wird öfters darauf verwiesen, daß — wenigstens bei den, bei tiefen Temperaturen durchgeführten Versuchen — die beobachtete bakterizide Wirkung der Milch auf Kältewirkungen beruhe. Neuere Forschungen auf dem Gebiete der Bakterizidie der Milch stellen fest, daß das frische Eutersekret spezifisch bakterizid wirkende Stoffe haematogenen Ursprungs besitzt und daß diese Stoffe noch einige Zeit nach Verlassen des Euters in der Milch weiter wirken. Meistens wird auch angenommen, daß den in der Milch stets in mehr oder weniger großer Zahl nachweisbaren Leukozyten eine gewisse Rolle bei den bakteriziden Erscheinungen der frischen Milch zukommt.

Spezielle Untersuchungen zum Zwecke der Feststellung der Ursachen der Bakterizidie der frischen Kuhmilch haben wir zwar nicht ausgeführt, doch lassen mannigfache Beobachtungen, die wir anläßlich der Durchführung der in vorstehenden Kapiteln besprochenen Versuche machen konnten, manchen diesbezüglichen Schluß ziehen.

Wie schon angeführt wurde, ist von verschiedenen Autoren der Versuch gemacht worden, die bakteriziden Erscheinungen der frischen Kuhmilch auf ihre, für das Wachstum vieler Spaltpilze ungünstige chemische Zusammensetzung zurückzuführen; als ungünstiger Milchbestandteil wurde vor allem der Milchzucker angesehen. In einer früheren Arbeit, in welcher wir den Einfluß

verschieden zusammengesetzter Agarnährböden auf die Größe der feststellbaren Keimzahlen aus frischer Milch näher studierten (17), konnten wir beobachten, daß z. B. ein Zusatz von 2—4 % Trauben- oder Milchzucker, im Verein mit 1 % Pepton zum peptonlosen Nähragar zum Teil viel geringere Spaltpilzmengen in 3—5 Stunden alter Milch nachweisen ließ, als wenn wir nur ½ % Trauben- oder Milchzucker (oder 2,5 ‰ Trauben- und 2,5 ‰ Milchzucker) in Gemeinschaft mit ½ % Pepton dem peptonlosen Nährsubstrat zusetzten. Nun ist vorauszusehen, daß die Milch, die im Mittel 3,4 % stickstoffhaltige Substanz, 3,7 % Fett und 4,9 % Milchzucker enthält, eben zufolge dieser zu großen Konzentration der Nährstoffe vielen Bakterien keine optimalen Lebensbedingungen zu bieten vermag. Treten zu diesen ungünstigen Verhältnissen hinsichtlich der Nährstoffkonzentration bakterienschädigende Einflüsse wie veränderte chemische Reaktion, schroffer Temperaturwechsel usw. hinzu, so ist es sehr wohl möglich, daß im Wachstum der Mikroorganismen Erscheinungen eintreten können, die mit der Wirkung spezifisch bakterientötender bzw. keimhemmender Kräfte in der Milch große Ähnlichkeit haben. Es sei hier nur auf die von uns durchgeführten Versuche bei 13—14° C Aufbewahrungstemperatur verwiesen, bei denen wir feststellen konnten, daß die bei genannter Temperatur beobachtete bakterizide Wirkung nur zu einem kleinen Teil auf bakterizide Kräfte der Milch selbst, zur Hauptsache aber auf ungünstige Begleitumstände (niedrige Temperatur usw.) zurückgeführt werden mußte. Wie aber weitere Versuche, bei denen Parallelproben von frischer, aseptisch gewonnener, sowie von pasteurisierter und sterilisierter Milch verwendet wurden, dargetan haben, wäre es verfehlt, das frischermolkene Eutersekret in seiner Eigenschaft als Nährflüssigkeit als Ursache der eigentlichen Bakterizidie zu betrachten. Wäre die Milch zufolge ihrer ungünstigen chemischen Zusammensetzung der Grund der keimtötenden bzw. das Wachstum der Bakterien hemmenden Erscheinungen, so hätte sich notwendigerweise das Wachstum der Spaltpilze in allen 3 Milchproben bzw. Milcharten ungefähr gleich gestalten müssen. Dem war aber bei weitem nicht so, indem sich namentlich bei 20, 30 und 37° C betragender Aufbewahrungstemperatur in pasteurisierter und sterilisierter Milch viel ungehinderteres Wachstum der Spaltpilze zeigte, als in der unter gleichen Bedingungen untersuchten frischen, aseptisch ermolkenen Milch. Alles in allem können wir also feststellen, daß wir die ungünstige chemische Zusammensetzung der Milch nicht als Ursache der Bakterizidie anerkennen können. In gleicher Weise können wir auch nicht den Standpunkt jener Autoren einnehmen, die die bakterizide Eigenschaft der Milch ausschließlich auf Kältewirkungen zurückgeführt wissen möchten (vgl. auch S. 342—343).

Wie wir soeben dargetan haben, läßt sich die spezifisch bakterizide Wirkung der frischermolkenen Milch nicht auf die an und für sich für viele Bakterien ungünstige chemische Zusammensetzung des Eutersekretes zurückführen. Aber auch Einflüsse

wie: schroffer Temperaturwechsel, veränderte chemische Reaktion, wechselnder osmotischer Druck usw. können, wie wir früher zu konstatieren Gelegenheit hatten, nicht als Ursache für die interessante Erscheinung der Bakterizidie der frischen Milch in Betracht fallen. Es ist nicht zu verkennen, daß die genannten Faktoren, je nachdem der eine oder andere zur Wirkung gelangt, die Wirkung der bakteriziden Kräfte der Milch zu steigern oder zu vermindern vermögen.

Von verschiedenen Forschern ist nun festgestellt worden, daß der Milch, speziell dem Milchserum, die gleichen bakteriziden Schutzstoffe zukommen, wie dem Blute und anderen Körpersäften. Da ja die Milch zum Teil Transsudat aus dem Blut, zum Teil Zellsaft darstellt, so kann es nicht wundernehmen, daß die bakterientötenden bzw. -hemmenden Stoffe, die dem Blute eigen sind, auch in der Milch nachgewiesen werden können. Auf diese Weise zustandegekommen, würde also die spezifisch bakterizide Wirkung des frischermolkenen Eutersekretes nichts anderes sein, als eine Äußerung der natürlichen Immunität des Körpers. Nach Lehmann und Neumann (15) beruht die natürliche Immunität des Körpers im Vorhandensein folgender Stoffe:

1. Leukozyten. Sie sind in der Lage, Bakterien aufzunehmen und zu verdauen. Nach Metschnikoff spielen namentlich polynukleäre Leukozyten bei der angeborenen Immunität eine große Rolle.
2. Leukozytenstoffe. Sie töten im Innern der Leukozyten die Bakterien ab; es wird aber auch angenommen, daß sie aus den lebenden Leukozyten als thermolabile Schutzstoffe (Komplemente) ins Blut sezernieren.
3. Immunkörper oder Amboceptoren, d. h. im Serum gelöste, thermostabile Substanzen, die sich an die zu ihnen passenden Bakterien anlagern.
4. Komplemente, d. h. im Serum gelöste, thermolabile Substanzen, welche die mit den Immunkörpern oder Amboceptoren beladenen Bakterien abtöten resp. auflösen.
5. Antitoxine, die Bakteriengifte chemisch binden und damit unschädlich machen.

Neben dieser durch die Äußerungen der natürlichen Immunität des Körpers bedingten Bakterizidie der Milch, wäre es nun auch denkbar, daß die Wirkung der keimhemmenden Kräfte durch eine lokalisierte, erworbene Immunität der Milchdrüse selbst verstärkt wird. Es ist anzunehmen, daß die durch den Zitzenkanal ins Euterinnere eintretenden Bakterien in vielen Fällen Gegenmaßregeln des Drüsenepithels zur Folge haben, die darin bestehen können, daß an der Stelle, wo die Bakterien eingedrungen sind, Amboceptoren gebildet werden (es wird angenommen, daß neben der Milz, dem Knochenmark und den Lymphdrüsen auch die Stellen, wo Bakterien in den Körper injiziert werden, als Bildungsstätte der Amboceptoren in Betracht fallen), die sich an die eingedrungenen Spaltpilze anlagern; ebenso können auch Agglutinine, Präzipitine auf diese Weise entstehen. Wie wir schon angeführt haben, wird angenommen, daß die Leukozyten thermolabile Schutzstoffe, sogenannte Komplemente, aus dem Innern der Zelle in die Flüssigkeit heraustreten lassen — zweifellos wird

dies beim Zerfalle der Leukozyten und vielleicht auch der Epithelzellen in vermehrtem Maße geschehen — und diese Komplemente werden dann die mit Amboceptoren beladenen Bakterien abtöten bzw. auflösen. Der Umstand, daß Bakterien, die auf genanntem Wege ins Innere des Euters gelangt sind, sich im allgemeinen trotz der für viele Spaltpilze außerordentlich günstigen Verhältnisse nicht ins Ungemessene vermehren können, spricht sehr dafür, daß die Milchdrüse an und für sich schon kräftig bakterizid wirkt.

Alles in allem wäre also daran festzuhalten, daß die Bakterizidie der frischermolkenen Kuhmilch als eine Folge der natürlichen Immunität des Körpers betrachtet werden muß. Sehr wahrscheinlich dürfte diese keimtötende bzw. das Bakterienwachstum behindernde Kraft eine namhafte Unterstützung erfahren durch eine, der Milchdrüse eigene, erworbene, lokale Immunität.

Unter Hinweis auf die in vorstehenden Kapiteln besprochenen Versuchsergebnisse hinsichtlich der Bakterizidie der frischermolkenen Kuhmilch, wollen wir in nachfolgendem die hauptsächlichsten Resultate in Form von Schlußsätzen nochmals kurz erörtern.

Schlußsätze.

1. Die bei 18—20° C Versuchstemperatur vorgenommene Prüfung verschiedener, auf gewöhnliche Art und Weise, doch recht reinlich ermolkener Milchproben, die dem nämlichen Tier oder verschiedenen Kühen entstammten, ergab, daß die bakteriziden Eigenschaften des frischermolkenen Eutersekretes beim nämlichen Individuum sehr wechselnde sein können und auch von Tier zu Tier verschiedene sind. In der Regel konnte bei genannter Temperatur nach 7—8stündiger Versuchsdauer, vereinzelt aber auch noch nach 12- und 15stündiger Aufstellung der Milchproben ein kleinerer Keimgehalt festgestellt werden, als sofort nach dem Melken. Die Intensität des Keimrückganges schwankte bei den einzelnen Milchproben zwischen 9,6 und 85,7 % der sofort nach dem Melken festgestellten Spaltpilzmenge.

2. Andere, bei einer Temperatur von 14° C durchgeführte Versuche mittels auf gewöhnliche Art und Weise, doch recht reinlich ermolkener Milch, ergaben eine Dauer der bakteriziden Phase von 18—21 Stunden; der maximale Rückgang der nach dem Melken festgestellten Keimzahl schwankte zwischen 48,7 und 62 %.

3. Wurden reinlich ermolkene Milchproben bei 30° C aufbewahrt, so konnte im Maximum während 5 Stunden eine bakterizide Wirkung beobachtet werden; betrug die Aufbewahrungstemperatur 37° C, so dauerte die mittels Agarplatten aus gemischtem Zuckeragar zahlenmäßig nachweisbare bakterizide Phase im Maximum 3 Stunden. Die höchsten Keimeinbußen betrugen

bei 30 bzw. 37° C Versuchstemperatur 52 bzw. 30 % des sofort nach dem Melken festgestellten Bakteriengehaltes.

4. Bei aseptisch ermolkener Milch, die den verschiedenen Zitzen des nämlichen Euters und sodann den verschiedenen Gemelkfraktionen der einzelnen Zitze (erste, mittlere und letzte 100 ccm Milch) entnommen und bei 16—18° C Aufbewahrungstemperatur auf bakterizide Eigenschaften geprüft wurde, konnte folgendes festgestellt werden:

a) Die Zitzen unter sich wiesen im allgemeinen — mit Ausnahme der Zitze hinten links, die in allen Gemelkfraktionen eine keimärmere Milch lieferte als die entsprechenden Gemelkteile der übrigen Zitzen — keine großen Unterschiede hinsichtlich nachweisbaren Bakterienreichtums des aus ihnen ermolkenen Sekretes auf.

b) Die ersten und mittleren Gemelkfraktionen aller 4 Zitzen zeigten keine prinzipiellen Unterschiede im nachweisbaren Keimgehalt; bald erwiesen sich die ersten 100 ccm als spaltpilzreicher, als die mittleren 100 ccm Milch, bald traf auch der umgekehrte Fall zu. Die letzten 100 ccm des Gemelkes sämtlicher Zitzen ließen Bakterienmengen nachweisen, die bedeutend größer waren, als die der ersten und mittleren Gemelkfraktion.

c) Das Sekret aus den ersten und mittleren Gemelkteilen erwies sich als mehr oder weniger kräftig bakterizid wirkend, während die Milch aus den letzten Gemelkfraktionen keine zahlenmäßig feststellbaren bakterientötenden bzw. keimhemmenden Wirkungen erkennen ließ.

d) Die Zeit, während der keimhemmende Einflüsse in der Milch der ersten Gemelkfraktion der 4 Zitzen nachweisbar waren, schwankte zwischen 15 und 30 Stunden, bei der Milch des mittleren Gemelkteiles zwischen 8 und 24 Stunden; die Intensität des Keimrückganges variiert bei den erstgenannten Milchproben zwischen 54,7 und 93,3, bei den zuletzt angeführten Gemelkfraktionen zwischen 23,7 und 60 % der sofort nach dem Melken festgestellten Spaltpilzmenge.

5. Ein weiterer Versuch, der die Verhältnisse hinsichtlich Bakteriengehalt und bakterizider Eigenschaften der verschiedenen Gemelkfraktionen einer einzelnen Zitze zeigte, ergab, daß die mittleren 100 ccm Milch am keimärmsten waren und die kräftigsten bakteriziden Wirkungen auslösten.

6. Die angestellten Versuche, betreffend den Einfluß tiefer Temperaturgrade auf die Äußerungen der bakteriziden Kräfte in der Milch ergaben folgendes:

Aseptisch gewonnene Frischmilch und 14 Stunden bei 20° C aufbewahrte Milch im Mengenverhältnis 1 : 2, 1 : 1 und 2 : 1 miteinander gemischt und zu 13° C gestellt, zeigten in der Mischung folgenden Mindestgehalt an Bakterien gegenüber den durch Be-

rechnung aus den separat aufbewahrten Proben frischer und gestandener Milch festgestellten Keimmengen:

Mischung im Mengenverhältnis 1 : 2 nach 2 Stunden rund 12 %,
„ „ „ 1 : 1 „ 2 „ „ 20 %,
„ „ „ 2 : 1 nach 2 u. 4 Stunden je rund 25 %.

Mit steigendem Zusatz aseptisch gewonnener, frischer, zu gestandener Milch, wird die bakterizide Wirkung kräftiger und länger anhaltend. Im allgemeinen ist die bakterientötende bzw. keimhemmende Kraft bei tiefer Temperatur nicht so intensiv wirksam, wie dies vielfach angenommen wird; die Kältewirkung an und für sich muß bei der Beurteilung der bei tiefen Temperaturgraden erzielten Ergebnisse mit berücksichtigt werden.

7. Ein entsprechend angelegter Versuch wie der unter 6 besprochene, aber bei einer Temperatur von 20° C durchgeführt, ergab, daß die Milchproben bei genannter Temperatur, sofern wir die Resultate mit den durch Berechnung festgestellten Werten verglichen, bedeutend kräftiger und länger andauernd bakterizid wirkten, als jene Milch, die beim vorhergehend besprochenen, bei 13° C durchgeführten Versuche, verwendet wurde.

8. Versuche, bei welchen in einem Falle einer frischen, aseptisch gewonnenen und im anderen Falle einer durch Wärme sterilisierten Milch — je zu 20 ccm in sterile Erlenmeyerkölbchen abgefüllt — 1 ccm einer 15 Stunden alten Milch eingeimpft wurden und bei welchen die geimpften Milchproben (je eine mit frischer und eine mit sterilisierter Milch) bei verschiedenen Temperaturgraden (14, 20, 30 und 37° C) zur Aufbewahrung gelangten, ergaben, daß sowohl bei 14 und 20, als auch bei 30 und 37° C in der Frischmilch geringere Vermehrungstätigkeit der Bakterien festgestellt werden konnte, als in sterilisierter, sonst gleich behandelter Milch. Bei 14 und 20° C erscheint die Keimhemmung, sofern wir die gefundenen Werte bei frischer und sterilisierter Milch miteinander vergleichen, bedeutend kleiner, als bei 30 und 37° C; bei erstgenannter Temperatur ist der ungünstige Einfluß der Kältewirkungen auf das Wachstum der Spaltpilze sehr gut zu beobachten, indem es sich zeigt, daß in der sterilisierten Milch in den ersten 5 Stunden des Versuches ungefähr gleiche Keimeinbußen zu konstatieren sind, wie in der Frischmilch. Bei 20° C betragender Aufbewahrungstemperatur trifft letzteres in den ersten 3 Stunden des Versuches auch zu; hier dürfte aber weniger die Temperatur, als vielmehr die für viele Bakterien ungünstige Beschaffenheit der durch den Sterilisationsprozeß veränderten Nährstoffe der Milch die Hauptursache sein.

9. Versuche, bei welchen einer aseptisch gewonnenen frischen Milch, teilweise in Parallele mit sterilisierter Milch, verschiedene Quantitäten einer Emulsion von Kuhkot eingeimpft wurden, ergaben, daß bei schwacher bis mäßiger Verschmutzung die Einwirkung der keimhemmenden Kräfte der Frischmilch sehr deutlich in die Erscheinung trat. War die Verschmutzung eine reichlichere, so zeigte es sich, daß die bakterizide Wirkung des frisch-

ermolkenen Eutersekretes zusehends kleiner wurde. Durch Wärme sterilisierte Milch, die mäßig stark mit Kot verunreinigt wurde, zeigte schon zu Beginn des Versuches mehr oder weniger kräftiges Wachstum der Fäkalbakterien.

10. Wurde eine frische, aseptisch gewonnene Kuhmilch in verschiedenen Mengen einer Aufschwemmung von *Bact. prodigiosum* Ehrenbg. in steriler Milch zugesetzt, so konnte der bakterizide Einfluß der frischen Milch auf genannte Bakterienart sehr deutlich konstatiert werden.

11. Versuche, bei denen frische, aseptisch gewonnene, sowie pasteurisierte und sterilisierte Milch mit bestimmten Mengen einer 15 Stunden alten Milch geimpft und nachher in je einer Probe bei 14, 20, 30 und 37° C auf die Veränderung ihres Bakteriengehaltes geprüft wurden, ergaben:

Bei 14° C Aufbewahrungstemperatur war das Wachstum der Bakterien in den einzelnen Milcharten während der ersten paar Stunden kein wesentlich verschiedenes, nach 8 Stunden Versuchsdauer zeigte die frische Milch, wohl zufolge Einwirkens bakterientötender bzw. keimhemmender Kräfte das schlechteste Keimwachstum. Nach dieser Zeit scheinen die bakteriziden Kräfte allmählich zu verschwinden und gegen das Versuchsende hin erweist sich die frische Milch als günstigste Nährflüssigkeit für die Spaltpilze. Das zweitbeste Bakterienwachstum weist die pasteurisierte Milch auf, das schlechteste das sterilisierte Eutersekret.

Bei 20° C Aufbewahrungstemperatur zeigt die frische Milch bis nach 24stündiger Versuchsdauer bedeutend mäßigeren Keimzuwachs als die sterilisierte oder gar die pasteurisierte Milch; auch bei 30 und 37° C betragender Versuchstemperatur ist dies bis nach 6 bzw. bis nach 4 Stunden der Fall. Wie bei 14° C, so zeigt es sich namentlich bei 30 und 37° C, daß mit zunehmender Aufbewahrungsdauer der Milchproben die frische, aseptisch gewonnene Milch den Bakterien günstigere Vermehrungsbedingungen bietet, als die pasteurisierte oder gar die sterilisierte Milch. Dies mag seinen Grund darin haben, daß die pasteurisierte — und in vermehrtem Maße die sterilisierte Milch zufolge der durch den Erhitzungsprozeß erlittenen ungünstigen Veränderung der Nährstoffe an und für sich schon eine Keimhemmung verursacht.

12. Untersuchungen hinsichtlich Veränderungen in der qualitativen Zusammensetzung der Spaltpilzflora im Verlaufe der bakteriziden Phase der Milch ergaben folgendes:

Die Mikroflora der reinlich, sowie der aseptisch ermolkenen Milchproben bestand sofort nach dem Melken in der Regel aus Kokken, die sich namentlich durch reiche Farbstoffproduktion auszeichneten. Sehr oft war diese Kokkenflora allein kulturell nachweisbar, in vereinzelten Fällen konnten neben ihr auch geringe Prozentsätze an kugelförmigen Sproßpilzen, alkalibildenden sowie diversen anderen Kurzstäbchen beobachtet werden. Je nach der Temperatur, bei der die Milchproben aufbewahrt wurden,

veränderte sich die Zusammensetzung der nach dem Melken festgestellten Spaltpilzflora in der Weise, daß meistens eine Auslese unter den einzelnen Spaltpilzspezies stattfand, oder, daß andere Bakterienarten, die zu Beginn der Versuche entweder gar nicht oder doch nur in kleinen Prozentsätzen nachweisbar waren, prozentual in den Vordergrund traten. Bei 13—14° C Aufbewahrungstemperatur vermochten öfters Angehörige der Gruppe des *Bact. fluorescens* Flügge eine ganz ansehnliche prozentuale Vertretung zu erlangen, während bei höherer, 20, 30 oder 37° C betragender Versuchstemperatur die alkalibildenden Kurzstäbchen sehr oft die gesamte übrige Mikroflora so zu verdrängen vermochten, daß letztere nicht mehr mittels Plattenkulturen aus gemischtem Zuckeragar nachgewiesen werden konnte. Bei 20, 30 und 37° C Aufbewahrungstemperatur traten gegen das Versuchsende hin des öfteren in geringen Prozentsätzen *Bac. mesentericus* Flügge und *Bac. mycoides* Flügge auf.

Wurden aseptisch gewonnene Frischmilchproben, pasteurisierte und sterilisierte Milch mit bestimmten Mengen einer 15 Stunden alten Milch beschickt und bei 14, 20, 30 und 37° C aufbewahrt, so konnten in allen 3 Milcharten die nämlichen Veränderungen in der qualitativen Zusammensetzung der Mikroflora beobachtet werden: bei 14° C und zum Teil auch bei 20° C trat das *Bact. fluorescens* dominierend auf, während bei 30 und 37° C betragender Versuchstemperatur die alkalibildenden Kurzstäbchen prozentual in den Vordergrund traten. Diese Beobachtungen lassen darauf schließen, daß ein in den Milchproben sich abspielender Konkurrenzkampf, der in Frischmilch durch die spezifisch bakterizid wirkenden Kräfte unterstützt werden dürfte, auslesend auf die verschiedenen Spaltpilzspezies wirkt.

13. Bei der Untersuchung einer Milch auf bakterizide Eigenschaften können eine ganze Reihe von Faktoren einen mehr oder weniger großen Einfluß auf die Versuchsresultate ausüben, z. B. das Alter der zur Versuchsanstellung verwendeten Milch; das Schütteln der Milchproben vor der Verarbeitung auf künstliche Nährsubstrate; die Bebrütungsdauer und die Bebrütungstemperatur, die für die Aufbewahrung der Agarplatten gewählt werden; die angewendete Versuchstemperatur usw.

Hinsichtlich des Alters der zur Versuchsanstellung verwendeten Milch ergaben die Versuche, daß die Verarbeitung der Proben unmittelbar nach erfolgtem Melken zu geschehen hat, da verschiedentlich beobachtet werden konnte, daß nach 1—2-stündiger Versuchsdauer der Keimgehalt der Milch zum Teil ganz beträchtlich zurückging.

Versuche bezüglich des Einflusses eines 5 Minuten dauernden, kräftigen Schüttelns der zur Versuchsanstellung verwendeten Milch sowie der Milchgemische ergaben, daß gegenüber jenen Keimzahlen, die mittels nur gut durchmischten Parallelproben gewonnen wurden, bedeutend höhere Werte erzielt werden konnten.

Versuche hinsichtlich des Einflusses der Bebrütungsdauer und der Bebrütungstemperatur auf die mittels Agarplatten eruierten

Keimzahlen ergaben, daß eine 10tägige Aufbewahrung der Agarplatten bei 30° C die besten Resultate zeitigte.

Bei der Prüfung einer frischermolkenen Milch auf bakterizide Eigenschaften bei verschiedenen Temperaturgraden ist es, um Trugschlüssen vorbeugen zu können, notwendig, entsprechend angelegte Versuche mit pasteurisierter bzw. sterilisierter Milch anzustellen.

14. Beobachtungen anläßlich der Durchführung der verschiedenen Versuche lassen erkennen, daß die bakteriziden Eigenschaften der frischen Kuhmilch nicht als eine Folge der für viele Bakterien ungünstigen Konzentration der Nährstoffe, nicht zusagenden osmotischen Druckverhältnissen usw. zu betrachten sind. In gleicher Weise können auch Kältewirkungen nicht als alleinige Ursache der bei tiefen Temperaturgraden (13—14° C) beobachteten bakteriziden Erscheinungen der frischen Kuhmilch gedeutet werden.

15. Auf Grund eingehenden Literaturstudiums sowie der im Verlaufe vorstehender Untersuchungen gemachten Wahrnehmungen kommen wir zum Schlusse, die Bakterizidie der frischermolkenen Kuhmilch als eine Äußerung der natürlichen Immunität des Tierkörpers, die durch eine lokale, der Milchdrüse eigene, erworbene Immunität in ihrer Wirkung verstärkt werden dürfte, ansprechen zu müssen.

Literatur.

1. v. Behring, Ther. d. Gegenw. Bd. 45. 1904. Zit. bei 16.
2. Brudny, V., Untersuchungen über die Bakterizidie der Milch und über die während der bakteriziden Phase auftretenden Anpassungsformen des Bact. coli commune. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 22. 1909. S. 193—222.)
3. Bub, Max, Besitzt die Kolostralmilch bakterizide Eigenschaften? (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 27. 1910. S. 321—336.)
4. Czaplicki, R., Die Homogenisierung der Milch als Nährboden für Bakterien. (Milchwirtsch. Centralbl. Jg. 1. 1905. S. 455. Zit. bei 2.)
5. Düggeli, Max, Untersuchungen über die Mikroflora von Handelsmilch verschiedener Herkunft in der Stadt Zürich nach Zahl und Art der darin vorkommenden Spaltpilze. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 45. 1916. S. 433—531.)
6. Evans und Cope, Univ. Pennsylv. Med. Bull. Vol. 22. 1908. p. 264—274; ref. Experim. Stat. Rec. Vol. 20. p. 1076. Zit. bei 16.
7. Fuhrmann, F., Vorlesungen über technische Mykologie. Jena 1913.
8. Grimmer, W., Chemie und Physiologie der Milch. Berlin 1910.
9. Harding und Wilson, J. R., A study of the udder flora of cows. (New York Agric. exper. Stat. Geneva. Techn. Bull. 27/3. 1913. Ref. in Grimmer: Arb. a. d. Geb. d. Milchwissensch. u. Molkereipraxis 1913. I. Sem. H. 17. 1914.)
10. Heinemann und Glenn, Journ. of infect. dis. Vol. 5. 1908. p. 534—541; ref. Exper. Stat. Rec. Vol. 20. p. 1075. Zit. bei 16.

11. Hippius, A., Biologisches zur Milchpasteurisierung. (Jahrb. f. Kinderheilk. 3. F. Bd. 2. S. 365; Ref. Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 23. 1909. S. 281.)
12. Hunziker, O. F., Cronell Univ. Agric. Exp. Stat. Bull. No. 197; Ref. Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 9. 1902. S. 874. Zit. bei 16.
13. Koning, C. J., Biologische und biochemische Studien über Milch. H. 1. Leipzig (M. Heinsius) 1906.
14. Kuntze, W., Gewinnung keimarmer Milch. (Centralbl. f. Bakter. Abt. II. Bd. 20. 1908. S. 420—448.)
15. Lehmann und Neumann, Bakteriolog. Diagnostik. 4. Aufl. München 1907.
16. Löhnis, F., Handbuch der landwirtschaftlichen Bakteriologie. Berlin 1910.
17. Meier, W., Untersuchungen über zweckmäßige Kultivierungsmethoden für die Bakterien der frischermolkenen Kuhmilch. (Centralbl. f. Bakt. Abt. II. Bd. 48. 1918. S. 433—459.)
18. Rosenau und Mac Coy, Journ. of med. Res. Vol. 18. 1908. Nr. 1; rev. Rev. génér. du lait. p. 18.
19. Rullmann und Trommsdorff, Arch. f. Hyg. Bd. 59. 1906. S. 229 ff.
20. Schröder, A., Unters. über d. Einfluß der Kühlung usw. [Diss.] Leipzig 1908. S. 43 ff. Zit. bei 16.
21. Serkowsky, Milch u. Bakterien. Warschau 1900. Zit. bei 2.
22. Weigmann, H., Die Verarbeitung der Milch. (In: Sommerfeldt, Handb. d. Milchkunde. Wiesbaden 1909. S. 586 ff.)

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Chef und Lehrer,

Herrn Prof. Dr. M. Düggeli,

auf dessen Veranlassung und unter dessen Leitung ich vorliegende Arbeit im Landwirtschaftlich-bakteriologischen Institut der Eidg. Techn. Hochschule in Zürich ausführte, für das meiner Arbeit stets entgegengebrachte Interesse sowie für die zahlreichen Anregungen und Ratschläge meinen herzlichsten Dank auszusprechen.



Sinapis alba.

Stengelquerschnitt durch Mitte des 2. Internodiums.

Bei Entfaltung der ersten Blüte.



Fig. 1. Trockenkultur.



Fig. 2. Feuchtkultur.

Bei der Samenreife.



Fig. 3. Trockenkultur.



Fig. 4. Feuchtkultur.



Druck von C. Heinrich, Dresden-N.

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Bamberg.

Band XXXVI.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 3.

1919
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 15. Dezember 1919.

Inhalt.

Seite

Schenck, Die Fruchtkörperbildung bei einigen Bolbitius- und Coprinusarten. Mit 4 Tafeln und 1 Abbildung im Text . . . . 355—413

Graser, Untersuchungen über das Wachstum und die Reizbarkeit der Sporangienträger von *Phycomyces nitens*. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . . 414—493

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 30.—**.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Bamberg, Schützenstraße 22, I., mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.

Die Fruchtkörperbildung bei einigen Bolbitius- und Coprinusarten.

Von

Erna Schenck aus Bonn.

Mit Tafel IV bis VII und 1 Abbildung im Text.

I. Einleitung.

Die Fruchtkörperbildung kommt nach Klebs zustande durch das Zusammenwirken einer Reihe von inneren und äußeren Faktoren, und für jeden Pilz ist der Grad der Einwirkung der einzelnen Faktoren ein besonderer.

Es gelingt in vielen Fällen, durch Wahl der Lebensbedingungen — der Temperatur und Feuchtigkeit, des Lichtes und der Nährstoffe — den einen oder den anderen dieser äußeren Faktoren ausschlaggebend für die Fruchtkörperentwickelung werden zu lassen. Bei der Untersuchung der in dieser Arbeit behandelten Pilze der Gattungen Bolbitius und Coprinus kam es daher darauf an, aus den Ergebnissen der unter verschiedenartigen Bedingungen ausgeführten Versuche ein möglichst klares Bild von den in der Natur an den Pilzen wirkenden Kräften zu gewinnen. Besonders das Licht ist eine ebenso sehr interessante, wie wichtige Bedingung für die Fruchtkörperbildung. Es gehört mit zu den bemerkenswertesten Ergebnissen der bereits zahlreichen physiologischen Untersuchungen über Basidiomyceten, daß deren einzelne Arten, ebenso wie andere niedere und auch höhere Pflanzen, hinsichtlich der Fruchtkörperbildung sich gegenüber dem Einfluß von Licht und Dunkelheit verschieden verhalten. Brefeld, der zuerst einige Coprinusarten methodisch untersuchte, gibt am Ende seiner Arbeit[1]) eine Übersicht über die Einwirkung von Licht und Dunkelheit auf die von ihm untersuchten Pilze. Darnach haben wir im wesentlichen drei Gruppen zu unterscheiden. Zur ersten Gruppe sind

[1]) Brefeld, Unters. aus d. Gesamtgebiet d. Mykol. 1889. Heft 8. S. 290.

die Arten zu rechnen, deren Fruchtkörperentwickelung ohne Einwirkung von Licht normal verlaufen kann. Zur zweiten Gruppe gehören die Pilze, die im Dunkeln Fruchtkörper anzulegen vermögen. Diese Fruchtkörper können im Dunkeln heranwachsen, manche nehmen absonderlich vergeilte Formen an; sie gelangen aber nicht zur Reife. Ihre normale Entwickelung ist gebunden an die Einwirkung von Licht, besonders an die des blauen Lichtes. Die dritte Gruppe bilden die Pilze, deren Myzelien im Dunkeln ganz steril bleiben, und deren Fruchtkörperanlage und Ausbildung von dem Zutritt von weißem oder blauem Licht abhängig ist.

Zwischen diesen Gruppen gibt es mannigfache Übergänge; auch kann ein Pilz verschiedenes Verhalten im Dunkeln zeigen, da Änderung von Temperatur, Feuchtigkeit und Ernährung auf die Fruchtkörperbildung auch im Dunkeln Einfluß haben kann.

Vertreter der ersten Gruppe sind *Coprinus lagopus*[1]) und *Coprinus comatus*[2]). *Coprinus fimetarius* var. *macrorrhiza*[3]) gehört gleichfalls dazu, da er nach Weir zwar von Licht beeinflußt wird, jedoch im Dunkeln Sporen bildet. Im Dunkeln steril bleibende Fruchtkörper bilden *Coprinus ephemerus*[4]), *Coprinus stercorarius*[5]) und *Coprinus plicatilis*[6]) und ebenso der von mir untersuchte *Coprinus narcoticus*. Die Hüte dieser Fruchtkörper werden rudimentär auf vergeilten Stielen angelegt und können erst bei Einwirkung von Licht vollständig ausgebildet werden.

Brefeld und Gräntz konnten bei *Coprinus stercorarius* bei höherer Temperatur auch im Dunkeln Bildung von reifen Hüten beobachten. Dasselbe erreichte Lakon bei *Coprinus plicatilis* durch Änderung der Luftfeuchtigkeit seiner Kulturen. Die Wirkung des Lichtes ließ sich also ersetzen durch Veränderung der Temperatur oder der Feuchtigkeit.

Zur letzten Gruppe der Pilze, deren Myzel im Dunkeln ganz steril bleibt, gehört *Coprinus nycthemerus* (Vaill.)[7]). *Coprinus niveus* (Pers.)[8]) bildet nach Brefeld so außerordentlich wenige, vergeilende Fruchtkörper im Dunkeln, daß er ihn ebenfalls zu dieser Gruppe rechnet. Nach Sorokin soll auch *Coprinus fimetarius*[9]) im Dunkeln keine Fruchtkörper bilden.

Bei der näheren Untersuchung eines Pilzes, den Herr Geheimrat Klebs in seinem Gewächshaus fand, entdeckte ich, daß dieser Pilz im Dunkeln gleichfalls keinerlei Fruchtkörperbildung zeigte. Herr Pfarrer Ricken bestimmte ihn als *Bolbitius fragilis*, eine Art, die der Gattung Coprinus in Aussehen und Entwickelung ziemlich nahe stellt.

---

1) Brefeld, 1877. Heft 3. S. 108.
2) Brefeld, 1889. Heft 8. S. 290.
3) Weir, Flora. N. F. 3, 1911. S. 319.
4) Brefeld, 1889. Heft 8. S. 290.
5) Brefeld, 1877; Gräntz, 1898.
6) Brefeld, 1889. S. 278; Lakon, 1907.
7) Brefeld, 1889. Heft 8. S. 284.
8) Brefeld, 1889. Heft 8. S. 286.
9) N. Sorokin, Über die Wirkung des Lichtes auf die Pilze. 1873.

Eine weitere Bolbitius-Art, *Bolbitius titubans*, konnte zuweilen im Dunkeln sterile Fruchtkörper bilden. Sie nahm nach ihrem Verhalten eine Mittelstellung zwischen der zweiten und dritten Gruppe ein.

Der Zweck meiner Arbeit war, die Bedingungen der Fruchtkörperbildung, insbesondere den Einfluß des Lichtes bei solchen Bolbitius- und Coprinus-Arten zu untersuchen, welche möglichst verschiedenes Verhalten dem Lichte gegenüber zeigten. Hierzu war *Bolb. frag.*, über dessen physiologisches Verhalten noch nichts bekannt war, durch seine Abhängigkeit vom Licht besonders geeignet. An ihn schließt sich die Untersuchung von *Bolbitius titubans* an. Einen Vertreter der zweiten Gruppe fand ich in *Cop. narcoticus*, den ich ganz zufälligerweise in Kultur bekam. Dieser Pilz besitzt noch andere auffallende Eigentümlichkeiten. Bei dem im Dunkeln fertilen *Coprinus lagopus* endlich wurden die Beobachtungen Brefelds nachgeprüft und gefunden, daß nicht alle Rassen dieses Pilzes gleiche Unabhängigkeit vom Licht in bezug auf die Fruchtkörperbildung besitzen.

Die Arbeit wurde ausgeführt im botanischen Institut zu Heidelberg auf besondere Veranlassung von Herrn Geh. Hofrat Professor Dr. Georg Klebs. Meines hochverehrten Lehrers, der meiner Arbeit großes Interesse entgegengebracht hatte, werde ich stets in tiefer Dankbarkeit gedenken. Herrn Pfarrer A. Ricken möchte ich an dieser Stelle herzlich danken, mir bei der Bestimmung der Bolbitiusarten behilflich gewesen zu sein.

Bolbitius fragilis (L.).

Nach meinen Untersuchungen läßt sich *Bolbitius fragilis*, wie folgt, beschreiben:

Hut: gelblichbraun, in der Mitte dunkler, nach dem Rande zu heller in der Farbe, glimmerig, glatt, mit gerieftem Rande, kegelig, beim Ausbreiten gebuckelt, häutig, verblassend, durchsichtig, verwelkend, 1—3 cm breit.

Stiel: weiß bis gelblich, glatt, glänzend, aufwärts verjüngt, röhrig, Basis etwas behaart. 4—11 cm lang, 0,1—0,2 cm breit.

Lamellen: schmal, verschwindend, am Stiel angewachsen, 0,08 cm breit.

Sporen: dunkelrotbraun, elliptisch. 11—14,5 μ lang, 5,6—8,4 μ breit.

Vorkommen: auf gedüngter Erde.

Die Beschreibung geschah in Anlehnung an diejenige von A. Ricken[1]), unter kleinen Änderungen der Größenangaben.

Abbildung siehe Tafel IV, Figur 1 a—k.

[1]) Ricken, Die Blätterpilze Deutschlands usw. 1910, Lief. 2. S. 69.

Bolbitius fragilis.

a_1 Myzelium.

Temperatur, Feuchtigkeit und Nährstoffe müssen in geeigneter Form zusammenwirken, um ein gutes Gedeihen des Pilzes zu ermöglichen. Als günstigstes Substrat für die Kultur von *Bolbitius fragilis* erwies sich Pferdemist. Zunächst breitet sich das Myzelium hauptsächlich auf und in dem Mist aus. Wenn es den Mist durchwuchert hat, bildet sich reichlich Luftmyzel. An diesem Luftmyzel werden die Fruchtkörper angelegt. Die Bildung des Luftmyzels wird begünstigt durch einen hohen Feuchtigkeitsgehalt der Luft im Kulturgefäß und durch höhere Temperatur. Bei niedriger Temperatur, etwa 10°, wächst das Myzel sehr langsam. Das Luftmyzel legt sich mehr zu Strängen zusammen. Mit Zunahme der Temperatur wird es lockerer und üppiger entwickelt. Bei hohen Temperaturen, 30—37°, wächst es bei hinreichender Feuchtigkeit ausgezeichnet, so daß diese Temperaturen meist zum Antreiben der Kulturen gewählt wurden. Während bei ca. 37° das auf frischen Pferdemist übergeimpfte Myzel noch sehr gut anwuchs, konnte bei Anwendung von Mistextraktagar das Myzel von dem Impfstück nicht mehr auf den neuen Nährboden herüberwachsen. Auf Mistagar gelang das Überimpfen von 30° abwärts. Die Wachstumsgeschwindigkeit des Myzeliums beträgt bei 30° etwa 5 mm täglich. Es geht dies aus einem Versuch über das Myzelwachstum hervor, den ich mit verschieden stark konzentriertem Mistextrakt + 1,5 % Agar im Dunkeln und Licht bei 30° anstellte. Hierbei ergab sich außerdem eine wenn auch kleine Begünstigung des Myzelwachstums im Dunkeln.

Versuch vom 18. 2.—24. 2. 1918 über die Wachstumsgeschwindigkeit des Myzels bei 30° auf Mistextrakt + 1,5 % Agar.

Konzentration des Mistextraktes	Täglicher Zuwachs	
	hell	dunkel
1	3,5 mm	5,1 mm
1/2	5,5 „	5,5 „
1/4	4,7 „	5,4 „

Während des Versuches wurden täglich zur gleichen Zeit an mehreren Stellen die Radien der sich auf den Petrischalen kreisförmig ausbreitenden Myzelien gemessen. Der Mittelwert der Radien gab die Länge an den betreffenden Tagen. Der tägliche Zuwachs ergab sich aus der Differenz dieser Längen, und die angegebenen Werte sind jedesmal die Mittelwerte aus den täglichen Verlängerungen des Myzels.

Die von anderen Forschern gemachte Beobachtung, daß Dunkelkulturen meist üppigere Myzelbildung als Lichtkulturen aufweisen, wurde an *Bolbitius fragilis* und den anderen untersuchten Coprinusarten des öfteren bestätigt.

Es ist dies wohl hauptsächlich auf die transpirationsfördernde und wachstumshemmende Wirkung des Lichtes zurückzuführen. Jedoch vermag das Myzel auch noch bei hoher Lichtstärke zu wachsen, wenn man nur für die nötige Feuchtigkeit sorgt.

a_2 Fruchtkörper.

Nachdem das Pilzmyzel die ihm zur Verfügung stehende Menge Mist durchzogen hat und Nahrungsmangel einzutreten beginnt, erhebt sich das Luftmyzel über den Mist. Es wächst dabei mit Vorliebe an den Glaswänden des Kulturgefäßes empor, sucht also Stellen auf, an denen die Transpiration der Hyphen stärker wird. Da durch die erhöhte Transpiration indirekt der Feuchtigkeitsgehalt des Substrates verringert wird, so wird dem Myzel die restliche Erschöpfung der Nährstoffe des Substrates erschwert. Es ist auch möglich, daß Ausscheidungsprodukte des pilzlichen Stoffwechsels selbst den osmotischen Druck des Substrates steigern und dadurch oder an sich durch chemische Wirkung das weitere vegetative Wachstum des Pilzes schädigen. Das vorher reichlich ernährte Myzel ist einem zeitweiligen Nahrungsmangel ausgesetzt. In diesem Zustand des Myzels tritt bei hinreichender Luftfeuchtigkeit und Lichtzutritt die Fruchtkörperbildung ein. Sie erfolgt im Sommer bei heller Beleuchtung etwa 10—12 Tage nach dem Überimpfen des Myzels auf den Nährboden, in kühleren Zeiten einige Tage später. An dem die Glaswand des Kulturgefäßes emporkriechenden Myzel ließ sich beobachten, daß die ersten Fruchtkörperanlagen ein Stück unterhalb der wachsenden Hyphenenden entstehen, etwa 1—1,5 cm davon entfernt. Die Hyphenzellen müssen hier schon voll ausgebildet sein, da das Myzel bei gewöhnlicher Temperatur etwas weniger als $^1/_2$ cm täglich wächst. Auf dem übrigen Myzel bilden sich Fruchtkörperanlagen vorzugsweise an solchen Stellen, an denen die Transpiration eine stärkere ist. Man erkennt die Anlagen daran, daß die Myzelhyphen an einigen Punkten sich zu kleinen Häufchen verknäulen. Im weiteren Verlauf der Entwickelung wölbt sich das Myzel an diesen Stellen nach außen vor, so daß zwischen Anlage und Unterlage ein Hohlraum entsteht. Von den besonders bei Einwirkung von stärkerem Licht auftretenden, sehr zahlreichen Anlagen kommt nur ein geringer Bruchteil zur Entwickelung. Der vorgewölbte Teil der kleinen Anlage übernimmt das weitere Wachstum. Der Fruchtkörper durchläuft seine Entwickelung in 2—3 Tagen. Während bei *Coprinus lagopus* die Ausbildung des Hutes gegenüber der des Stieles im jugendlichen Stadium mehr gefördert wird, ist der Unterschied im Wachstum der einzelnen Teile des Fruchtkörpers bei *Bolbitius fragilis* weniger scharf. Die letzte Streckung des Stieles und die Entfaltung des Hutes geschieht, wie bei den Coprinusarten, meist in der Nacht und den frühen Morgenstunden. Sie kann aber, besonders bei kontinuierlicher Beleuchtung, auch während des Tages erfolgen.

Die Sporenkeimung von *Bolbitius fragilis* konnte gut im hängenden Tropfen verdünnten Mistdekoktes verfolgt werden.

Die meisten Sporen keimten innerhalb eines Tages und bald trat an dem jungen Myzel Stäbchenbildung ein. In bezug auf die Stäbchenbildung verhält sich also *Bolbitius fragilis* wie zahlreiche Coprinusarten und andere Pilze.

Als Merkwürdigkeit sei erwähnt, daß in kräftig ernährten Kulturen häufiger unter den sehr zahlreichen Anlagen zwei sehr dicht nebeneinander saßen und miteinander verschmolzen. Aus solchen Gebilden konnten Fruchtkörper mit verwachsenen Hüten hervorgehen. Je nachdem eine der beiden verschmolzenen Anlagen größer oder gleich der anderen war, wechselte das Aussehen der daraus entwickelten Fruchtkörper. Die Trennung der Stiele konnte nach anfänglich gemeinsamem Wachstum eine vollkommene werden, meist aber wurde der Hauptstiel mit zunehmender Ausbildung der Hüte gespalten. Nicht immer bildeten verwachsene Fruchtkörper reife Sporen aus.

Abbildungen solcher Pilze finden sich auf Tafel IV, Figur $2a_1$—c.

Die auffälligste Tatsache in dem physiologischen Verhalten von *Bolbitius fragilis* besteht darin, daß sein Myzel im Dunkeln steril bleibt. Erst bei Zutritt von Licht kann die Fruchtkörperbildung erfolgen. Um die Wirkung des Lichtes allein für die Fruchtkörperbildung besser verstehen zu können, ist es nötig zu wissen, welchen Anteil Temperatur und Feuchtigkeit an der Fruchtkörpererzeugung haben. Ich gehe daher zunächst auf den Einfluß der Temperatur und Feuchtigkeit näher ein.

b) Einfluß der Temperatur.

Um Aufschluß über die Einwirkung der Temperatur auf die Fruchtkörperbildung zu erhalten, wurden folgende, vergleichende Versuche gemacht.

I. Versuch bei Temperaturen von 30° und 20° C vom 4. 10.—19. 11. 17.

2 Pferdemistkulturen wurden 6 Tage im dunklen Thermostaten bei 28° angetrieben; am 10. 10. Kulturen hellgestellt.

I. Kultur in den Thermostaten von 30°				II. Kultur in den Thermostaten von 20°			
13 Tage nach dem Überimpfen	ca. 15 Fruchtkörperanlagen			Nach 13 Tagen	ca. 5 Anlagen { etwa 1/3 der bei 30° gebildeten Anlagen		
Datum	Zuerst 2 anormale Fruchtkörper gebildet, deren Hüte verwachsen waren: Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Datum	Stiellänge	Stielbreite	Hutradius
24. 10. 17	7,2 cm	—	1,0 cm	31. 10.	4,7 cm	—	0,6 cm
24. 10. 17	7,0 „	—	1,1 „	31. 10.	5,0 „	—	0,8 „
30. 10. 17	5,9 „	0,1 cm	1,0 „	6. 11.	9,0 „	0,15—0,2 cm	1,3 „
12. 11. 17	7,0 „	—	1,0 „	6. 11.	6,5 „	—	0,8 „
12. 11. 17	5,5 „	—	0,5 „				
13. 11. 17	7,0 „	—	0,9 „				
13. 11. 17	5,5 „	—	0,45 „				
Verhältnis Stiellänge / Hutradius	im Mittel	—	8,2		Stiellänge / Hutradius	—	7,2

II. Versuch bei 30°, 20° und Zimmertemperatur von 8,9—13° C.

Versuchsdauer 12. 10.—1. 12. 17. 3 Kulturen wurden 18 Tage lang im dunklen Thermostaten bei 28° angetrieben. 30. 10. hell gestellt.

I. Kultur im Thermostaten von 30°				II. Kultur im Thermostaten von 20°				III. Kultur in Zimmertemperatur 8,9—13°	
a) Auftreten der Anlagen	Nach 2½ Tagen Beleuchtung			a) Auftreten der Anlagen	Nach 3½ Tagen Beleuchtung			a) Auftreten der Anlagen	Nach 6 Tagen Beleuchtung
b) Fruchtkörper	Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	b) Fruchtkörper	Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Fruchtkörper	
15. 11. 17	10,0 cm	0,1—0,18 cm	1,4 cm	9. 11. 17	4,0 cm	—	0,95 cm	30. 10.—20. 11.	Dauer des Versuchs
19. 11. 17	7,0 „	0,1—0,18 „	1,4 „	9. 11. 17	4,8 „	—	1,0 „		
		II. Kultur am 20. 11. in den Thermostaten von 30°		17. 11. 17	4,1 „	—	—		
				17. 11. 17	4,4 „	—	—		
				17. 11. 17	4,0 „	—	—		
23. 11. 17	4,0 cm	—	0,7 cm					Es wurden keine Fruchtkörper ausgebildet.	
	Kultur schon zu erschöpft								
		III. Kultur am 20. 11. in den Thermostaten von 30°							
26. 11. 17	6,4 cm	0,1 cm	0,8 cm						
26. 11. 17	7,7 „	0,1 „	0,9 „						
26. 11. 17	3,0 „	—	0,55 „						
30. 11. 17	9,3 „	—	1,10 „						
Verhältnis $\frac{\text{Stiellänge}}{\text{Hutradius}} = 6,9$				Verhältnis $\frac{\text{Stiellänge}}{\text{Hutradius}} = 4,5$					

Beim ersten Versuch trat die Bildung der Anlagen in beiden Kulturen zu gleicher Zeit nach 13 Tagen ein. Diese gleichzeitige Bildung der Anlagen konnte eine Wirkung des Lichtes sein, da das Myzel einige Tage, bevor der Mist ganz durchwuchert war, dem Licht ausgesetzt wurde. In diesem Fall erschienen häufig die Anlagen zu derselben Zeit. Um nur den Einfluß der Temperatur zu bekommen, wurden bei dem zweiten Versuch die Kulturen 18 Tage lang dunkel gehalten, so daß ich sicher war, daß die Zeit überschritten war, bei der der Pilz bei dauernder Beleuchtung Anlagen gebildet hätte. Jetzt ergab sich bei 20° und 30° ein Unterschied von einem Tag im Auftreten der Anlagen, während der Sprung von 20° um 10° tiefer die Anlage der Fruchtkörper um mehr als die doppelte Zeit verzögerte. Diese Verzögerung ist nur durch die geringe Transpiration und das langsame Wachstum bei dieser niederen Temperatur erklärlich. Bei 8,9 bis 13° (zwischen diesen Grenzen schwankte die Zimmertemperatur) kam es trotz der drei Wochen langen Dauer des Versuches bei dem schwachen Tageslicht im November nicht zur Ausbildung von Fruchtkörpern. Damit sich die Fruchtkörper entwickeln, ist also eine höhere Temperatur

als nur zur Anlage nötig. Bei höheren Zimmertemperaturen, von etwa 16° an, trat die Entwickelung von Fruchtkörpern ein.

Die untere Temperaturgrenze, unter welcher *Bolbitius fragilis* keine der angelegten Fruchtkörper mehr auszubilden vermag, liegt bei mittlerer Beleuchtung etwa zwischen 13 und 17°. Sie ist kleinen Schwankungen unterworfen, da sie durch Einwirkung von stärkerem Licht heruntergedrückt werden kann.

Aus den Versuchstabellen ist ersichtlich, daß die Fruchtkörper bei 30° im Durchschnitt größer als bei 20° waren. Bildet man an den verschiedenen, bei 20° und 30° gewachsenen Fruchtkörpern das Verhältnis der in Zentimeter gemessenen Stiellänge zu dem Hutradius, dann ergibt sich, daß der Wert des Verhältnisses für die bei 30° gebildeten Fruchtkörper ein größerer als für die bei 20° ist.

Die Vergrößerung des Wertes des Verhältnisses bedeutet, daß durch Zunahme der Temperatur die Fruchtkörperstiele zu stärkerem Wachstum als die Hüte angeregt wurden.

Als die eine Kultur bei 20° keine Fruchtkörper mehr bildete, konnte sie bei 30° wieder dazu veranlaßt werden. Daß der Kultur bei ca. 10° nur die nötige Wärme für die Fruchtkörperbildung fehlte, erwies sich beim Versetzen der Kultur in den Thermostaten von 30°. Schon nach zwei Tagen begannen sich dort etliche Fruchtkörper aus neuen Anlagen zu entwickeln. Der Wechsel in der Temperatur regte also hier die Fruchtkörperbildung an.

c) Einfluß der Feuchtigkeit.

Die Transpiration gehört zu den ausschlaggebenden Faktoren für die Fruchtkörperbildung. Alle Faktoren, die zu einer Veränderung der Transpiration führen, fördern daher indirekt die Entwickelung der Fruchtkörper. Die Transpiration der Pilzhyphen ist in erster Linie abhängig von dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft und des Substrates. In zweiter Linie kommen die Wärme und das Licht in Betracht. Diese beiden letzteren Faktoren wirken hauptsächlich auf den Feuchtigkeitsgehalt ändernd ein.

G. Klebs[1]) erwies zuerst die Wichtigkeit der Transpiration für die Fortpflanzung an seinen Versuchen mit *Sporodinia grandis* Link. An diesem Pilz und an *Mucor racemosus* bestätigte später Celacovsky[2]) die Angaben von Klebs durch seine komplizierten Versuche mit feuchtem Paraffinöl, in dem die hineingewachsenen Pilzhyphen durch Unterdrückung der Transpiration steril blieben.

Aus seinen Versuchen an *Coprinus plicatilis* schloß G. Lakon[3]), daß auch bei diesem Pilz die Transpiration als der aus-

[1]) G. Klebs, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32. 1898. Heft 1.

[2]) L. Celacovsky, Beiträge z. Fortpfl. physiol. d. Pilze. 1906.

[3]) G. Lakon, Die Beding. d. Fruchtkörperbildung bei *Coprinus*. Berlin 1907.

lösende Reiz zur Fruchtkörperbildung anzusehen ist. Er verallgemeinerte diese Tatsache dahin, daß „bei allen Arten ein Transpirationsminimum vorhanden ist und daß erst durch das Überschreiten dieses Minimums die für die Fruktifikation notwendigen Bedingungen geliefert werden, und daß ferner mit zunehmender Entwickelung der Fruktifikationsorgane eine Steigerung des Transpirationsbedürfnisses Hand in Hand geht".

Lakon gründete seine Behauptung darauf, daß, wenn er die Transpiration durch Änderung des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft steigerte, bei *Coprinus plicatilis* auch im Dunkeln eine vollständige Ausbildung der sonst rudimentären Hüte erfolgte. Er folgerte ferner, „daß nicht das Licht als solches, sondern indirekt als Erreger der Transpiration die Entwickelung der Fruchtkörper bewirkt".

Bei *Coprinus plic.* handelte es sich nur um den letzten Akt in der Ausbildung der Fruchtkörper: die Reife des Hutes. Deshalb schien es interessant, die Transpirationsversuche von Lakon auch an *Bolbitius frag.* auszuführen, da schon die erste Anlage des Fruchtkörpers bei ihm von dem Licht abhängig ist.

Bei meinen Versuchen, ähnlich wie Lakon durch Zusatz von Chlorkalzium die Transpiration zu steigern, wurde die Luftfeuchtigkeit meist zu rasch so gering, daß das Myzel dauernd geschädigt wurde. Es wurde keine Bildung von Anlagen im Dunkeln beobachtet.

Wenn ich ferner einen Luftstrom über Dunkelkulturen leitete, so beobachtete ich bei jüngeren Kulturen keine Bildung von Anlagen. Die Versuche wurden bei 15° und 18—20° ausgeführt und dauerten oft 14 Tage und noch länger. Bei und unter 15° wurde auch nicht die Ausbildung von 0,1—0,2 cm großen, vorher am Licht gebildeten Anlagen beim Überleiten eines Luftstroms im Dunkeln erreicht.

Bei älteren Kulturen trat bei Änderung der Luftfeuchtigkeit im Dunkeln nur in zwei Fällen eine von der Regel abweichende Bildung von Anlagen ein. Das eine Mal bildeten sich bei 18—20° in einer 3 Monate alten Kultur nach 15 Tagen des Luftüberleitens 5 winzige Anlagen. Das andere Mal wurden in einer ebenso alten Kultur bei ca. 15°, als ich zum zweiten Mal Luft durchströmen ließ, zahlreiche Anlagen nach 6 Tagen gebildet. In beiden Fällen bildeten die Anlagen sich nicht weiter aus. Eine Veränderung der Luftfeuchtigkeit im Dunkeln genügte also, mit Ausnahme der beiden Fälle nicht, um die Bildung der Anlagen auszulösen. Da eine weitere Ausbildung der Anlagen unter den angegebenen Verhältnissen im Dunkeln nicht erzielt wurde, so muß besonders für diese die Wirkung des Lichtes nicht ersetzbar sein.

Ein ähnliches Verhalten wie *Bolbitius frag.* zeigt *Schizophyllum commune* Fries. Nach E. M. Wakefield[1]) ließ sich bei ihm die Wirkung des Lichtes nicht durch Veränderung der

---

[1]) E. M. Wakefield, 1909. p. 549.

Luftfeuchtigkeit im Dunkeln ersetzen. Das Myzel blieb im Dunkeln steril, höchstenfalls entstanden blasige Auswüchse als Vorläufer der Fruchtkörperausbildung.

Es ist daher anzunehmen, daß der Wirkungsgrad eines Reizes für die einzelnen Arten ein verschiedener sein kann und in enger Beziehung zu ihren besonderen Eigenschaften steht. Eine Steigerung der Transpiration begünstigte am Licht bei sehr feucht gehaltenem Substrat die Fruchtkörperbildung. Zwei etliche Wochen alte, sterile Dunkelkulturen auf Pferdemist wurden so weit mit Wasser gefüllt, daß nur an ein paar Stellen der mit Myzel bedeckte Mist über die Flüssigkeitsoberfläche herausragte. Die eine Kultur wurde mit einem Wattestopfen gut verschlossen, die andere blieb offen. Die offene Kultur konnte, im Gegensatz zur geschlossenen, Wasserdampf ungehindert an die umgebende Luft abgeben. In der geschlossenen Kultur herrschte daher ein größerer Feuchtigkeitsgehalt der Luft als in der offenen. In beiden Kulturen bildeten sich am Licht an den nicht vom Wasser bedeckten Myzelteilen bald Anlagen.

Der Unterschied in der Transpiration infolge der verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnisse zeigte sich darin, daß in der offenen Kultur die Fruchtkörperentwickelung zuerst einsetzte. Während in der offenen Kultur die zweite Folge von Pilzen heranwuchs, begann sich in der geschlossenen Kultur erst ein Fruchtkörper zu entwickeln.

Nicht so sehr für die Anlage, als besonders für die Ausbildung der Fruchtkörper ist es nötig, daß das Myzel aus dem Substrat hinreichend Wasser aufnehmen kann. Wenn durch die starke Transpiration der Hyphen das Substrat eingetrocknet war, konnte man aber durch Anfeuchten mit sterilem Wasser häufig neue Fruchtkörperbildung hervorrufen. C. Mez[1]) gibt an, daß sich durch allmähliches Eintrocknen des Myzels und nachheriges Anfeuchten bei *Merulius lacrymans* leichter Fruchtkörperbildung erzielen ließ, als wenn er den Feuchtigkeitsgehalt der Luft verminderte.

Bei diesem Pilz kann wahrscheinlich zu leicht und schnell das Minimum der nötigen Luftfeuchtigkeit unterschritten werden. Durch das Austrocknen des Substrates wird die Aufnahme von Nährstoffen aus ihm vermindert, und durch die Transpiration werden die im Myzel gespeicherten Nährstoffe stärker konzentriert. Sie können dabei innere Veränderungen erleiden. Beim Anfeuchten kann dann das so veränderte Myzel nicht mehr zu dem vegetativen Zustand zurückkehren, es tritt vielmehr Fruchtkörperbildung ein. *Merulius lacrymans* entwickelt im Gegensatz zu *Bolbitius frag.* im Dunkeln Fruchtkörper; daher ist es möglich, daß bei ihm und anderen vom Licht unabhängigen Pilzen durch die Austrocknung des Substrates eine starke formative Wirkung ausgeübt werden kann. Bei den vom Licht abhängigen Arten muß die Wirkung des Lichtes noch hinzutreten, um die Fruchtkörperentwickelung hervorzurufen.

---

[1]) C. Mez, Der Hausschwamm. 1908.

d) Verhalten im Dunkeln.

In besonders zahlreichen Versuchen wurde festgestellt, daß das Myzel von *Bolb. frag.*, selbst wenn der Versuch noch solange dauerte, im Dunkeln vollkommen steril blieb. Nur an 4, 5 und mehr Wochen alten Kulturen zeigte sich in vereinzelten Fällen, die aber nur einen sehr geringen Prozentsatz der angestellten Versuche darstellen, davon abweichend eine Bildung von wenigen sehr kleinen Anlagen.

Einmal bildeten sich an einer Kultur, die am Ofen stärkeren Temperaturschwankungen ausgesetzt war, wenige Anlagen im Dunkeln. Um sicher zu gehen, ob dies nicht doch die Wirkung einer geringen, irgendwie an die Kultur gelangten Lichtmenge sei, wurde eine andere Kultur eine Woche lang, einen um den anderen Tag wechselnd, 8° und 35° ausgesetzt. Hierbei zeigte sich aber nicht die geringste Spur einer Anlage. Zu einer Ausbildung von Fruchtkörpern im Dunkeln kam es nur in zwei Fällen, doch hier muß ich die Vollkommenheit des Lichtabschlusses anzweifeln, da ich diese Kulturen nicht, wie sonst, noch besonders mit schwarzem Papier umwickelt hatte. Es fing im verdunkelten Thermostaten bei 28° C ein Fruchtkörper an, sich auszubilden, welkte aber bald nach kurzem Wachstum; ich vermute, daß bei dem kurzen, täglichen Öffnen des Schrankes etwas Licht an die Kultur gekommen war. In einem anderen Versuch wurde ein Fruchtkörper vollständig entwickelt. Hier schloß wahrscheinlich der über die Kultur gestülpte Dunkelzylinder nicht dicht genug. Der Fruchtkörper war außerordentlich groß, sein Stiel lag schlaff auf dem Boden. Abbildung siehe Tafel IV Fig. 3.

Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Stiellänge / Hutradius
10 cm	0,18 — 0,2 cm	1,5 cm	6,7

e) Wirkung des Lichtes auf die Fruchtkörperbildung.

14—16 Tage etwa nach dem Überimpfen hat in den Kulturen das Myzel von *Bolbitius frag.* bei mittlerer Temperatur und genügender Feuchtigkeit im Dunkeln das Substrat schon recht weitgehend erschöpft, und es ist reichlich Luftmyzel gebildet worden. Das Myzel hat einen Zustand erreicht, in welchem die inneren Bedingungen zur Fruchtreife erfüllt und von den äußeren Temperatur, Feuchtigkeit und Nahrungsmangel gegeben sind. Setzt man solche Dunkelkulturen dem Licht aus, so entstehen nach $1^1/_2$—3 Tagen zahlreiche Anlagen an dem Myzel, und es entwickeln sich dann aus diesen die Fruchtkörper. Dagegen wachsen andere gleichalte, im Dunkeln verbleibende Kulturen rein vegetativ weiter. Durch den neu hinzutretenden Faktor, das Licht, wird hier die Fruchtkörperbildung hervorgerufen.

Wie sollen wir uns nun hier die Wirkung des Lichtes vorstellen? Wirkt es, wie Lakon es verallgemeinern möchte, nur

als Erreger der Transpiration? Oder haben wir es hier nicht vielmehr auch mit der von G. Klebs photoplastisch genannten Wirkung des Lichtes zu tun! G. Klebs[1]) versteht darunter, daß das Licht durch Hervorrufung chemischer Umsetzungen im Protoplasma formgestaltend einwirken kann.

Wenn man annimmt, daß der transpirationsfördernde Anteil der Lichtenergie allein die Fruchtkörperbildung bei *Bolbitius frag.* hervorrufen könne, so spricht folgendes dagegen. Zur Erzeugung der Fruchtkörper ist eine sehr geringe Lichtmenge nötig, und bei sehr schwachem Licht, $^1/_{10}$ Meterkerze (vgl. die späteren Rauchglasversuche), kann bei genügend langer Einwirkung von Licht eine Ausbildung von Fruchtkörpern erreicht werden. Hierbei wird der transpirationsfördernde Anteil der geringen Lichtstärke entsprechend sehr klein sein. Dann müßte bei langer Einwirkung auch ein kleiner Transpirationsreiz genügen können. Durch Änderung der Luftfeuchtigkeit konnte aber, wie Lakons Versuche zeigen, auf *Coprinus plicatilis* im Dunkeln ein kräftiger Transpirationsreiz ausgeübt werden. Die bei Anwendung dieser Versuche auf *Bolbitius fragilis* erreichte Erhöhung der Transpiration dürfte an Größe die durch das sehr schwache Licht hervorgerufene Transpiration übertreffen. Sie müßte also zur Fruchtkörperbildung führen. Daraus aber, daß bei Änderung der Luftfeuchtigkeit im Dunkeln nicht nur die Bildung von Anlagen nur in sehr vereinzelten Fällen beobachtet wurde, sondern dies auch methodisch mit durchaus ungenügendem Erfolg zu erzielen war, glaube ich schließen zu können, daß im allgemeinen der auf das Protoplasma von *Bolb. frag.* durch Transpirationsänderung ausübbare Reiz nicht allein zur Fruchtkörperbildung ausreichend ist. Vielmehr müssen auch photochemische Prozesse bei der Anlage und Ausbildung der Fruchtkörper eine wichtige, und zwar die ausschlaggebende Rolle spielen. Man wird diese beiden Wirkungen des Lichtes gar nicht voneinander trennen können.

Zuerst wird sich bei *Bolb. frag.* vielleicht infolge der durch die Wirkung des Lichtes erhöhten Transpiration eine bestimmte Konzentration der in den Hyphen gespeicherten organischen und anorganischen Stoffe einstellen müssen, und erst dann werden durch die chemische Wirkung des Lichtes die zur Fruchtkörperbildung führenden Vorgänge eingeleitet. Wenn die Transpiration unterdrückt wurde, wie es am vollkommensten in Erbsenwasserkulturen zu erreichen war, in denen die über der Flüssigkeit befindliche Luft sich bei jeder Temperatur mit Dampf sättigte, trat auch bei Einwirkung von starkem diffusen Tageslicht keine Fruchtkörperbildung an dem die Glaswand hinaufwachsenden Lufthyphen ein. Erst als durch Lockerung des Wattepfropfens Wasserdampf langsam nach außen abgegeben

[1]) G. Klebs, Zur Entw.-Phys. d. Farnprothallien. Teil II. 1917. S. 112 u. f.

wurde, konnte durch den verringerten Feuchtigkeitsgehalt der Luft in der Kultur die Wasserabgabe aus Myzel und Substrat sich erhöhen. Das starke Licht vermochte den Vorgang derart zu beschleunigen, daß schließlich die Bildung von Fruchtkörperanlagen erfolgte. So wäre auch bei dauerndem Aufenthalt im Licht eine Konzentrierung der Nährstoffe durch die Transpiration die Vorbedingung dafür, daß das Licht infolge chemischer Wirkung auf die Nährstoffe die Fruchtbildung hervorruft.

f) Einfluß der Lichtstärke auf die Fruchtkörperentwickelung.

Da die Fruchtkörperbildung bei *Bolbitius fragilis* überhaupt an die Einwirkung von Licht gebunden ist, schien es interessant zu untersuchen, ob und in welcher Weise die Stärke des Lichtes eine Rolle spielt. Genaueren Aufschluß darüber konnten nur Versuche geben, welche mit Lichtquellen von bekannter Intensität ausgeführt wurden. Herr Professor Klebs hatte mir liebenswürdigerweise gestattet, in seinem Lichtraum, in dem ständig eine sehr lichtstarke Osramlampe brannte, einige Versuche an *Bolbitius fragilis* zu machen. Durch Wahl verschiedener Entfernungen von der Osramlampe konnten in weiten Grenzen beliebige Lichtstärken für die Versuche verwandt werden. Da die Lichtstärke der Lampe sich mit der Zeit verringerte, wurde aus den monatlich gemessenen Lichtstärken für die Dauer eines jeden Versuches ein Mittelwert berechnet.

Der erste Versuch wurde ausgeführt mit drei älteren sterilen Schrägkulturen von *Bolbitius frag.* auf Mistextraktagar, die bis zu Beginn des Versuches dunkel gehalten worden waren. Für diesen und sämtliche anderen Versuche über die Einwirkung des Lichtes wurden stets Dunkelkulturen verwandt, die älter als 14—16 Tage, oft 1—2 Monate alt waren. Sie wurden deshalb solange im Dunkeln gehalten, weil die Nährstoffe des Substrates weitgehend verbraucht und die inneren Bedingungen der Fruchtkörperbildung gegeben sein sollten. Am Licht gewachsen, hätten sie dann schon längst Fruchtkörper gebildet.

Aus dem ersten Versuch ergab sich, daß die Anlage der Fruchtkörper in der 2. und 3. Kultur trotz verschiedener Lichtstärke gleichzeitig nach 5 Tagen erfolgte. Aber die Ausbildung des Fruchtkörpers begann bei der geringeren Lichtstärke erst zwei Tage später als bei stärkerer Beleuchtung. Die Ausbildungszeit selbst betrug ca. $1^3/_4$ Tage.

Aus der Verzögerung der Ausbildung des Fruchtkörpers bei der geringeren Lichtstärke folgt, daß zur Hervorrufung dieses Vorganges nicht die Stärke des Lichtes allein maßgebend sein kann, sondern die Dauer der Einwirkung des Lichtes ist ebenfalls in Betracht zu ziehen. Zwischen dem Produkt beider, der Lichtmenge und der Reaktionsgeschwindigkeit scheint auch hier, wie es sonst bei photochemischen Prozessen der Fall ist, ein bestimmtes Verhältnis zu bestehen.

Versuch über den Einfluß von verschieden starkem Licht auf die Anlage und Ausbildung von Fruchtkörpern an Schrägkulturen auf Mistextraktagar.

Durchschnittstemperatur 20° Versuchsdauer 5 — 20. 10. 17	**2320 Meterkerzen** in 50 cm Entfernung von der Lichtquelle	**580 Meterkerzen** in 100 cm Entfernung	**258 Meterkerzen** in 150 cm Entfernung
5. 10. 17	I. Kultur hell gestellt	II. Kultur hell gestellt	III. Kultur hell gestellt
10. 10.	—	1 Anlage gebildet	6 Anlagen gebildet
11. 10.	—	Beginn d. Ausbildung des Fruchtkörpers	6 „ „
12. 10.	-	↓	6 „ „
13. 10. 11 Uhr	— Keine Bildung von Anlagen; Kultur durch die starke Bestrahlung vertrocknet.	Fruchtkörper fertig ausgebildet, Stiel 4,5 cm, Hutradius 0,7 cm	Ein Fruchtkörper bildet sich aus, 0,2 cm ↓
14. 10.		—	
15. 10. 10 Uhr	—	—	Fruchtkörper fertig entwickelt Stiellänge 5,0 cm, Stielbreite 0,06 — 0,1 cm, Hutradius 0,45 cm, um 10 Uhr schon verwelkt.
	IV. Kultur		
18. 10.	Anlagen in Entwicklung 0,2 cm ↓		
19. 10.			
20. 10. 10^{45}	1 Fruchtkörper fertig entwickelt Stiellänge 4,1 cm, Stielbreite 0,15 cm, Hutradius 0,65 cm		

Die einstrahlende Lichtmenge war hier groß genug, um gleichzeitige Anlage der Fruchtkörper hervorzurufen. Da aber keine gleichzeitige Ausbildung der Fruchtkörper erfolgte, hatte die Lichtmenge offenbar hierzu bei der geringeren Lichtstärke nicht ausgereicht und das Licht mußte erst längere Zeit einwirken, um auch die Ausbildung zu ermöglichen. Es folgt hieraus, **daß zur Anlage der Fruchtkörper eine geringere Lichtmenge nötig ist als zur Ausbildung.** Vergleicht man die drei gebildeten Fruchtkörper miteinander, so ergibt sich, daß **bei Abnahme der Lichtintensität das Verhältnis der Stiellänge zum Hutradius sich vergrößerte.**

Lichtstärke	Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Stiellänge / Hutradius
2320 MK	4,1 cm	0,15 cm	0,65 cm	6,3
580 MK	4,5 „	0,1 „	0,70 „	6,4
258 MK	5,0 „	0,06 – 0,1 cm	0,45 „	11,1

Ein weiterer Versuch mit 2047 MK in 43 cm von der Osramlampe wurde im Dezember 1917 mit einem von Myzel durchwachsenen Stück Mistextraktagar ausgeführt. Dieses wurde in ein Gefäß auf feuchten Quarzsand gebracht. Das Myzel wuchs auf den feuchten Sand hinaus und bildete dort äußerst zahlreiche Anlagen. Aus diesen gelangten zur gleichen Zeit innerhalb von 2—2$^1/_2$ Tagen 16 kleine Fruchtkörper zur Entwickelung, dagegen hatte dieselbe Kultur vorher bei dem geringen Tageslicht und der niederen Temperatur des Dezembers weder Myzel, noch Anlagen gebildet.

Das starke Licht ruft hiernach ein sehr viel zahlreicheres Auftreten von Anlagen hervor, und es ermöglicht die gleichzeitige Ausbildung vieler Fruchtkörper. Im gewöhnlichen Tageslicht konnten sich dagegen normalerweise nur 2—9 Fruchtkörper zur selben Zeit entwickeln.

Zwei bei 1808 MK (0,50 m von der Osramlampe) am 10. 11. 1917 gebildete Fruchtkörper hatten folgende Größe:

Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Stiellänge / Hutradius	Ausbildungszeit
6,4 cm 5,0 „	0,1—0,3 0,08—0,25	1,0 cm 0,65 „	Mittel 6,7	3 Tage

Die vorher erwähnten 16 Fruchtkörper waren insgesamt kleiner als diese beiden. Bei hoher Lichtstärke in nächster Entfernung von der Lampe wurden nur kleine Fruchtkörper gebildet, da dort starke Wärmewirkung der Lampe stattfand und dadurch die Transpiration sehr gesteigert wurde.

Um zu erfahren, welches die untere Grenze der Lichtstärke ist, bei der sich eben noch Fruchtkörper entwickeln können, wurden verschiedene Versuche mit Rauchgläsern von bekannter, sehr geringer Lichtenergiedurchlässigkeit ausgeführt. Als Lichtquelle diente einerseits wieder die Osramlampe, andererseits eine Wolframlampe mit einer Lichtstärke von nur wenigen Meterkerzen. Dabei wurde zur Erzielung recht geringer Intensitäten die Entfernung von der Lichtquelle immer möglichst groß gewählt.

Einfluß geringer Lichtstärke auf die Entwickelung der Fruchtkörper von Bolb. frag.

I. Versuch mit Rauchglas von 0,14 % Lichtdurchlässigkeit an 3 Kulturen auf Pferdemist.

Lichtquelle: Osramlicht; Versuchsdauer: 6. 11. bis 28. 11. 17; Temperatur ca. 18° C. Kulturen vorher 17 Tage im dunklen Thermostaten angetrieben, recht feucht gehalten. Entfernung der Kulturen von der Lampe 2,20 m.

Datum	Direktes Licht 87,7 MK	Hinter Rauchglas (0,14 %) 12,3 Meterkerzen	
	I. Kontrollkultur	II. Kultur	III. Kultur
6. 11. 17	—	—	—
7. 11.	—	—	—
8. 11.	ca. 30 Anlagen	ca. 10 Anlagen	—
9. 11.	Sehr zahlreiche Anlagen, Fruchtkörper fangen an, sich auszubilden	ca. 12 Anlagen	—
10. 11.	5 Fruchtkörper wachsen heran	13 Anlagen	2 Anlagen auf dem Boden der Kultur
11. 11.	↓ ↓ ↓ ↓ ↓	1 Fruchtkörper wächst heran	5 Anlagen
12. 11.		2 Fruchtkörper wachsen heran und zahlreiche Anlagen	Zahlreiche Anlagen, 2 Fruchtkörper wachsen heran
13. 11.	5 Fruchtkörper fertig ausgebildet	6 Fruchtkörper in Ausbildung	↓ ↓
14. 11.	—	↓ ↓ ↓ ↓ 2 vertrocknen 0,25 u. 0,1 cm	3. Fruchtkörper wächst heran
15. 11.	—	4 Fruchtkörper fertig entwickelt	1. vertrocknet, 0,2 cm; 3. vertrocknet 0,2 cm
16. 11.	—	—	2. Fruchtkörper fertig entwickelt
23. 11.	—	Neue Anlagen und 2 Fruchtkörper in Entwicklung	1 Fruchtkörper in Entwicklung
24. 11.	—	↓ 2. Fruchtkörper vertrocknet 0,1 cm	↓
25. 11.	—	—	
26. 11.	—	—	Fruchtkörper fertig entwickelt
27. 11.	—	—	—
28. 11.	—	1. Fruchtkörper fertig entwickelt	—

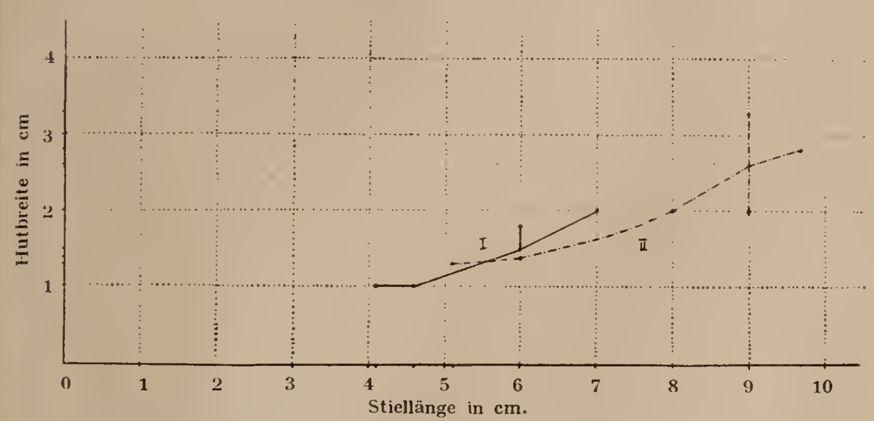
Bei einer Verminderung der Lichtstärke von 87,7 auf 12,3 Meterkerzen (Osramlicht) ergab sich, daß die Zahl der hinter dem Rauchglas gebildeten Anlagen an und für sich eine geringere war, und daß die Zahl der Anlagen in der belichteten Kultur sich verhältnismäßig viel schneller vermehrte. Der Beginn der Ausbildung verzögerte sich wie bei dem ersten Versuch mit verschiedenen Lichtstärken um 1—2 Tage; die Entwickelungszeit verlängerte sich zum Teil von 3 auf 5 Tage. Am auffallendsten aber war, daß die hinter Rauchglas gebildeten Fruchtkörper bedeutend größer und kräftiger als die im direkten Licht waren.

Diese bedeutend stärkere Entwickelung der Fruchtkörper wurde wahrscheinlich veranlaßt durch die geringere Transpiration der hinter dem Rauchglas stehenden Kultur. Die Transpiration in dieser Kultur wird nicht nur durch das schwächere Licht gehemmt, sondern das Rauchglas zerstreut auch mehr die blauen Strahlen; die spektrale Zusammensetzung des Lichtes wird nach dem Roten verschoben und dadurch wird ebenfalls die Tran-

Datum	Am Licht 87,7 MK		Datum	Hinter Rauchglas (0,14 %) 12,3 MK		
	Stiellänge	Hutradius		Stiellänge	Stielbreite	Hutradius
13. 11. 17	6,0 cm	0,75 cm	15. 11 17	9,0 cm	0,15—0,2 cm	1,3 cm
13. 11. 17	7,0 „	1,00 „	15. 11. 17	8,0 „	0,1 —0,2 „	1,0 „
13. 11. 17	6,0 „	0,90 „	15. 11. 17	6 0 „	0,1 cm	0,7 „
13. 11. 17	4,6 „	0,50 „	15. 11. 17	5,1 „	0,1 „	0,65 „
13. 11. 17	4,2 „	0,50 „	16. 11. 17	9,0 „	0,17—0,3 cm	1,65 „
			28. 11. 17	9,0 „	0,12—0,2 „	1,00 „
			27. 11. 17	9,7 „	0,15—0,3 „	1,40 „
	$\frac{\text{Stiellänge}}{\text{Hutradius}} = 7,9$			$\frac{\text{Stiellänge}}{\text{Hutradius}} = 7,5$		

spiration geringer. Bei der zweiten Kultur lag es vielleicht auch daran, daß nur ein Fruchtkörper allein entwickelt wurde und ihm daher mehr Nährstoffe zur Verfügung standen. Man sieht aus dem Versuch, daß das Verhältnis von Stiellänge zum Hutradius bei den Fruchtkörpern fast gleich ist, hinter Rauchglas ist es eher etwas kleiner als am direkten Licht.

Vergleich der im direkten Osramlicht und der hinter Rauchglas gewachsenen Fruchtkörper von *Bolb. frag.*



I = Kurve der im direkten Osramlicht gewachsenen Fruchtkörper.
II = Kurve der hinter Rauchglas (mit 0,14 % Energiedurchlässigkeit) gewachsenen Fruchtkörper.

Auf der einen Abszisse wurden nach rechts die Stiellängen der einzelnen Fruchtkörper aufgetragen und nach oben die zugehörige Hutbreite. Durch Verbindungen der erhaltenen Punkte wurden die beiden Kurven erhalten.

Die aus den Rauchglasfruchtkörpern gebildete Kurve stellt etwa die Verlängerung der aus den Osramlichtfruchtkörpern zusammengesetzten Kurve dar.

Bei Vergeilung hinter dem Rauchglas müßte sich die punktierte Kurve II senken.

Aus den angegebenen Kurven ersieht man, daß *Bolbitius fragilis*, dessen Entwickelung doch überhaupt vom Licht abhängig ist, im Gegensatz zu den Coprinusarten, die im Dunkeln sterile Fruchtkörper bilden können, sehr wenig zur Vergeilung bei schwächerem Licht neigt. Die auf Tafel V Figur $4a_1$, a_2 und b sich befindende Photographie der Kulturen zeigt nicht nur die Verzögerung der Fruchtkörperentwickelung bei geringerem Licht, sondern auch, daß die sich entwickelnden Fruchtkörper sich außerordentlich stark in die Richtung des einfallenden Lichtes krümmen, daß sie aber, sobald die Hutentfaltung beginnt, sich senkrecht zur Erdoberfläche einstellen. Diese Erscheinung ist vielfach an Pilzen beobachtet worden; A. H. R. Buller[1]) hat an *Coprinus plicatilis*, *Cop. niveus* und *Cop. plicatiloides* Versuche über derartige Krümmungen bei der Reife des Hutes gemacht.

Da sich bei 12 MK noch Fruchtkörper ausbildeten, wurde die noch lichtschwächere Wolframlampe zur Untersuchung herangezogen.

II. Versuch zur Bestimmung der Lichtstärke, die zur Ausbildung der Fruchtkörper nötig ist.

Versuch vom 1. 12. 17—4. 1. 18 mit zwei gutentwickelten Dunkelkulturen auf Pferdemist in kleinen Glasdosen.

Wolframlampe von 6,36 Meterkerzen; Temperatur vom 1. 12.—20. 12. 17 : 14—16,1° C; am 20. 12. Heizplatte eingeschaltet. Temperatur vom 20. 12. bis 4. 1. 18 : 19—20° C.

<table>
<tr><th>1,00 m Entfernung : 6,36 MK</th><th>2,00 m Entfernung : 1,6 MK</th><th>1,00 m Entfernung : Hinter Rauchglas (von 0,25% Energiedurchlässigkeit) 0,4 MK</th></tr>
<tr><td>Nach 2 Tagen: zahlreiche Anlagen</td><td>Nach 2 Tagen: 3 Anlagen
Nach 3 Tagen: Mehrere Anlagen</td><td></td></tr>
<tr><td>Nach 4 Tagen: Beginn der Fruchtkörperausbildung
Nach 5 Tagen: hinter das Rauchglas (0,25%) in 2,00 m Entfernung gestellt</td><td>————————→</td><td>Kultur mit Anlagen und sich ausbildenden Fruchtkörpern
Zunächst wachsen die Fruchtkörper jeden Tag um 0,1 cm, stellen aber nach 6 weiteren Tagen ihre Entwicklung ganz ein</td></tr>
<tr><td></td><td>Nach 6 Tagen: 2 größere Anlagen, die sich aber nicht an Fruchtkörper ausbilden</td><td></td></tr>
<tr><td>←————
Kultur mit Anlagen. Es werden nach kurzer Zeit 2 Fruchtkörper ausgebildet</td><td>Nach 14 Tagen in 1,00 m Entfernung gestellt</td><td><table><tr><th>Stiellänge</th><th>Hutradius</th></tr><tr><td>0,4 cm</td><td>—</td></tr><tr><td>0,9 „</td><td>0,15 cm</td></tr><tr><td>0,3 „</td><td>—</td></tr></table>Dagegen wachsen die Hüte myzelial aus.</td></tr>
</table>

[1]) A. H. Reginald Buller, Researches on Fungi. 1909. Kap. IV.

In diesem Versuch kam es bei einer Lichtstärke von 1,6 MK nicht mehr zur Ausbildung der angelegten Fruchtkörper. Wurde die Beleuchtung auf 6,4 MK erhöht, so entwickelten sich Fruchtkörper. Daraus wurde geschlossen, daß die untere Grenze der Lichtstärke (Wolframlicht), unter der keine Ausbildung von Fruchtkörpern mehr zustande kommt, zwischen 6,4 und 1,6 MK liegen könnte, und zwar gilt dies für Temperaturen von 14—16°, die hier hauptsächlich in Betracht kamen, da gegen Ende des Versuches, wo höhere Temperatur herrschte, die Kulturen durch Milben verdorben wurden. Hierdurch konnte der Versuch auch nicht fortgesetzt werden. 14—16° liegt nach den Versuchen über den Einfluß der Temperatur über dem Grenzbereich für die Fruchtkörperentwickelung, so daß wir hier in der Nähe der Licht- und Temperaturgrenze stehen. Der Versuch wurde wiederholt mit Kulturen in größeren Gefäßen, die sich sehr kräftig im Dunkeln entwickelt hatten.

III. Versuch zur Bestimmung der Lichtstärke, die zur Ausbildung von Fruchtkörpern von *Bolb. frag.* nötig ist.

Dauer des Versuches: 14. 1.—24. 2. 18. Die Temperatur schwankte im Mittel zwischen 18 und 20°. Die Lichtstärke der Wolframlampe war geringer als im vorhergehenden Versuch geworden und sank weiter; im Mittel betrug sie für die Versuchsdauer 4,1 Meterkerzen. Versuch angestellt mit vier größeren gutgenährten, ca. 1 Monat alten Dunkelkulturen auf Pferdemist (in Erlenmeyerkolben). Kulturen in verschiedene Entfernung von der Wolframlampe gestellt.

(Auszug aus den Versuchsaufzeichnungen siehe nächste Seite.)

Bei diesem über einen Monat ausgedehnten Versuch zeigte sich, daß bei etwas höheren Temperaturen — durchschnittlich 18—20° —, auch bei noch geringeren Lichtstärken als im vorhergehenden Versuch sich Fruchtkörper entwickeln konnten. Selbst bei 0,07 MK konnten bei genügender Dauer des Versuches Fruchtkörper angelegt und ausgebildet werden. Hier trat auch im Gegensatz zu den früheren Versuchen zuerst die Erscheinung auf, daß die Anlage der Fruchtkörper bei den einzelnen Lichtstärken nun nicht mehr gleichzeitig erfolgte, sondern gleich der Fruchtkörperausbildung verzögert wurde. Damit also Anlagen gebildet werden, muß eine bestimmte, wenn auch kleine Lichtmenge von dem Myzel absorbiert werden. Je geringer die Lichtstärke wurde, um so mehr wurde der Zeitpunkt, in welchem die Bildung der Anlagen eintrat, hinausgeschoben und ihre Anzahl geringer; dies ist besonders deutlich zwischen 1,6 und 1,03 MK und 1,03 und 0,07 MK. Auffallend ist, daß sich bei diesen geringen Lichtstärken noch so viele Frucht-

Auszug aus den Versuchsaufzeichnungen.

Entfernung	I. Kultur	II. Kultur	III. Kultur	IV. Kultur
	1,00 m	1,50 m	2,00 m hell	2,00 m hinter Rauchgläsern mit 0,14 + 0,46 % Energiedurchlässigkeit
Datum	4,1 MK	1,6 MK	1,03 MK	0,07 MK
14. 1. 18	—	—	—	—
16. 1. 18	Zahlreiche Anlagen	—	—	—
19. 1. 18	ca. 12 Fruchtkörper entwickeln sich	Einige Anlagen	—	—
20. 1. 18	↓	Mehrere Anlagen	Einige Anlagen	—
22. 1. 18	Davon 6 Fruchtkörper fertig ausgebildet	Beginn der Ausbildung von ca. 10 Fruchtkörpern	Zahlreiche Anlagen	—
24. 1. 18	—	↓	Beginn der Ausbildung	Einige Anlagen
25. 1. 18	9 neue Fruchtkörper in Entwicklung	↓	↓	—
26. 1. 18	↓	Verwelken sämtlich in unfertigem Zustand	↓	—
28. 1. 18	9 Fruchtkörper fertig entwickelt	5 neue Anlagen wachsen heran ↓	2 Fruchtkörper fertig entwickelt	1 Anlage 0,4 cm groß
1. 2. 18	—	Davon 3 Fruchtkörper fertig entwickelt	—	—
4. 2. 18	—	—	6 neue Anlagen wachsen heran	—
5. 2. 18	4 neue Fruchtkörper entwickeln sich	—	↓	—
6. 2. 18	↓	Neue Fruchtkörperentwicklung	↓	—
7. 2. 18	↓	↓	2 Fruchtkörper fertig entwickelt, die anderen verwelkt	Beginn der Entwicklung von 3 Fruchtkörpern
9. 2. 18	Davon 2 Fruchtkörper fertig ausgebildet	Fruchtkörper verwelken in unfertigem Zustand	—	↓
11. 2. 18	—	—	—	2 Fruchtkörper fertig ausgebildet, dritter unvollständ. aus Raummangel. Stiele wachsen myzelial aus
14. 2. 18	—	—	—	Ans Sonnenlicht gestellt, jedoch keine weitere Fruchtkörperbildg.
16. 2. 18	1 Anlage wächst heran	—	2 Anlagen wachsen heran ↓	—
18. 2. 18	↓	—	2 Fruchtkörper fertig ausgebildet	—
19. 2. 18	1 Fruchtkörper fertig entwickelt	—	—	—

körper und teilweise auch zu gleicher Zeit entwickeln konnten. Die Kultur bei 1,6 M K bildete weniger Fruchtkörper; sie stand gerade neben der Heizplatte, und dies wirkte ungünstig auf das Myzel.

Obwohl auch größere Fruchtkörper gebildet wurden, war im Vergleich zu den Fruchtkörpern des ersten Rauchglasversuchs die Größe der Fruchtkörper des dritten Versuchs durchschnittlich kleiner. Das Verhältnis von Stiellänge zum Hutradius betrug bei:

4,1 MK	1,6 MK	1,03 MK	0,07 MK
8,4	9,45	6,9	9,2

Beim ersten Rauchglasversuch lag es zwischen 7,5 und 7,9, bei größeren Lichtstärken wurde es noch kleiner. Durch den verschiedenen Grad der Lichtstärke wurde das Verhältnis der einzelnen Fruchtkörperteile ein wenig verschoben. Das Wachstum des Stiels erschien bei schwächer werdendem Licht mehr gefördert. Aus dem Versuch ist besonders zu ersehen, daß häufig Anlagen anzuwachsen begannen, aber ihr Wachstum nach kurzer Zeit wieder zum Stillstand kam. Es schien in diesen Fällen nicht genug Licht absorbiert worden zu sein, um die vollständige Entwickelung zu ermöglichen. Um Fruchtkörper anzulegen und auszubilden, muß das Myzel demnach eine bestimmte Menge an Lichtenergie aufnehmen. Besonders die Lichtenergie, die für die Anlagebildung verwandt wird, muß sehr klein sein, da erst zwischen etwa 1 und 4 M K. eine merkliche Verzögerung der erwarteten Reaktion eintritt. Der Gesamtenergiebetrag für die Fruchtkörperbildung kann aber, wie der Versuch zeigt, auch bei sehr kleinen Lichtstärken noch aufgenommen werden, und dies ist vielleicht dadurch möglich, wenn man annimmt, daß die nach Planck quantenhaft emittierte Lichtenergie sich nicht kontinuierlich über den Raum verteilt, sondern infolge ihrer elektromagnetischen Natur nur auf den Lichtstrahlen fortgeleitet wird, und daß dann, auch bei geringer Intensität, ein Körper von einem auftreffenden Lichtstrahl, so viel Licht er vermag, aufnehmen kann. In schwächerem Licht wird die Häufigkeit geringer, daß Lichtstrahlen auf absorptionsfähige Stellen des Luftmyzels treffen, in denen die inneren Bedingungen der Fruchtreife erfüllt sind. Die geringere Anzahl der auftreffenden Strahlen bei schwächerem Licht ist nur der eine Grund für die Verzögerung der Ausbildung der Fruchtkörper. Der andere Grund besteht darin, daß auch das Luftmyzel bei schwachem Licht und besonders im Dunkeln weniger Stellen besitzt, die in bezug auf die Fruchtbildung beeinflußbar sind; denn es herrschen dann die Reaktionen vor, die der Strahlung im Dunkeln oder schwachem Licht entsprechen, und diese sind hier bei den Pilzen die vegetativen Wachstumsprozesse.

Bei den Versuchen mit geringen Lichtstärken bildeten sich in ein paar Kulturen die ersten Anlagen nicht am direkt belichteten Luftmyzel, sondern an dem Luftmyzel auf dem Boden des Kulturgefäßes, wo wenig Licht hingelangen konnte. Vermutlich fand eine Leitung des Anstoßes nach diesen Stellen statt, den die vom mehrbelichteten Myzel absorbierte Lichtmenge zur Fruchtkörperbildung gab und der an diesen Stellen zur Wirkung kam. Die Wirkung des Lichtes auf die Fruchtkörperentwickelung besteht bei *Bolb. frag.* nicht nur in einer Veränderung der Transpiration, sondern auch in der Hervorrufung photochemischer Prozesse. Die im Protoplasma verursachten photochemischen Prozesse werden meist katalytischer Art sein, wie es G. Klebs in der Entwickelungsphysiologie der Farnprothallien (II. Teil 1917, p. 112—113) betont. Durch die photosynthetisch gewonnenen Katalysatoren wird der Pilz befähigt, seine im Myzel aufgespeicherten Nährstoffe so umzuwandeln, wie sie zum Aufbau der für ihn spezifischen Fruchtkörperform notwendig sind. Wenn die kleine Menge Lichtenergie, die zur Anlagebildung nötig ist, absorbiert worden ist und die Fruchtkörperentwickelung eingeleitet hat, ist es nur erforderlich, daß die größere Menge an Lichtenergie, welche für die weitere Ausbildung nötig ist, rasch genug aufgenommen werden kann, damit die Dunkelreaktionen den Gang der Entwickelung nicht beeinträchtigen.

Je schwächer das Licht ist, je weniger häufig kann dieser Fall eintreten, und dies erklärt die Verzögerung der Entwickelung und das häufig beobachtete Aufhören des Wachstums junger Fruchtkörper bei geringer Lichtstärke.

Ist die Entwickelung eines Fruchtkörpers am Licht jedoch genügend gefördert, so kann sie auch im Dunkeln vollendet werden. Gerade dieses deutet auf die Bildung von Katalysatoren hin; denn die absorbierte Lichtmenge kommt mir nur sehr klein gegen die hervorgerufene Wirkung vor. Die gebildeten Katalysatoren können im Dunkeln weiterwirken und brauchen nicht durch Energiezufuhr von außen immer neu gebildet zu werden, wie es wohl bei *Ascophanus carneus* der Fall sein mag. Nach Ch. Ternetz[1]) ist für *Ascophanus carneus* schon eine geringe Quantität Licht zur Anlage der Ascusfrüchte ausreichend, jedoch entwickeln die jungen Fruchtkörper sich nicht nur nicht weiter im Dunkeln, sondern sterben zum größten Teil ab oder degenerieren. Bei *Ascophanus carneus* also hemmen die Dunkelreaktionen die Entwickelung der Ascusfrüchte.

Coprinus nycthemerus[2]) und *Sphaerobolus stellatus*[2]) dagegen, die ebenfalls im Dunkeln steril sind, verhalten sich im Dunkeln ähnlich wie *Bolbitius fragilis.* Sind ihre Fruchtkörperanlagen im Licht hinreichend vorgebildet, so entwickeln sie auch im Dunkeln reife Fruchtkörper.

---

[1]) Charlotte Ternetz, Jahrbücher f. wissensch. Botanik. 35. 1900. S. 304—307.

[2]) O. Brefeld, 1889. Heft 8, S. 284 und 289.

g) Nachträgliche Ausbildung der Fruchtkörper im Dunkeln.

Die Stärke des Lichtes und die Dauer seiner Einwirkung sind von bestimmendem Einfluß darauf, ob Fruchtkörper nachträglich im Dunkeln angelegt und ausgebildet werden können. Schon wenn man Fruchtkörper, die in schwachem Licht gerade beginnen heranzuwachsen, in noch schwächeres Licht bringt, kann ihre Entwickelung zum Stillstand kommen, im Fall das erste Licht nicht lange genug eingewirkt hat. Dieser Fall trat ein bei dem ersten Rauchglasversuch mit Wolframlicht (s. Tabelle p. 372). Die nach einer fünftägigen Beleuchtung mit 6,4 M K angelegten Fruchtkörper wuchsen hinter Rauchglas bei 0,42 M K in einigen Tagen nur um wenige Millimeter weiter, verwelkten dann oder wuchsen myzelial aus. Da sie sich nicht zu fertigen. Fruchtkörpern ausbildeten, mag dies eine Nachwirkung, ein Verklingen der ihnen induzierten, nicht hinreichend starken Wachstumsgeschwindigkeit gewesen sein.

Dunkelkulturen wurden nun kurze Zeit täglich einer bestimmten Lichtstärke ausgesetzt und der Erfolg der Belichtung im Dunkeln beobachtet.

Versuch vom 4. 2.—25. 2. 18 mit einer älteren Dunkelkultur. Nach der täglichen Belichtung wurde die Kultur immer in den dunklen Thermostaten von 28° gebracht.

$^1/_4$ Stunde täglich, 4 Tage lang, mit 164 M K (Wolframlicht) beleuchtet, ergab noch keine Fruchtkörperentwickelung;

$^3/_4$ Stunden täglich, 4 Tage lang, mit 1430 M K (Osramlicht) beleuchtet, ergab ebenfalls keine Fruchtkörperentwickelung;

dagegen bei Dauerbelichtung mit 1430 M K begannen nach weiteren 5 Tagen sich Fruchtkörper auszubilden. Die Temperatur bei der Dauerbelichtung betrug 17—18°. Mehr Erfolg mit kurzen Beleuchtungsreihen hatte ein Versuch bei höherer Lichtstärke, bei 2315 M K (in 0,55 m Entfernung von der 700 M K starken Osramlampe); Versuchsdauer 21. 2.—25. 2. 18; Temperatur 17,8—16,6° C.

Eine drei Wochen alte Dunkelkultur wurde täglich 10 Minuten mit 2315 MK beleuchtet, während eine zweite Kultur zum Vergleich daneben dauernder Belichtung ausgesetzt wurde. Nach 2 Tagen hatte die erste Kultur eine Anlage gebildet, die Vergleichskultur dagegen zur gleichen Zeit mehrere. Nach 4 Tagen war die Zahl der Anlagen schon größer geworden, während die Vergleichskultur Fruchtkörper ausbildete. Das Myzel zeigte also gegen höhere Lichtstärke schon bei so kurzer Beleuchtungszeit Reaktionsfähigkeit. Ein noch besseres Ergebnis erhielt ich, als ich die Dunkelkultur nach der Belichtung in höhere Temperatur brachte.

Versuch über die Belichtungszeit und Lichtstärke, die nötig sind, um Fruchtkörperentwickelung hervorzurufen.

Versuchsdauer 7. 2.—25. 2. 18.

Vom 7. 2.—14. 2. standen zwei 3 Wochen alte Kulturen von *Bolb. frag.* in 1,25 m Entfernung von der Wolframlampe; die eine blieb verdunkelt, die andere wurde von 3 M K beleuchtet; in dieser Kultur bildeten sich einige Anlagen; am 14. 2. beide Kulturen in den dunklen Thermostaten von 28° C. Vom 15. 2. bis 25. 2. wurden beide Kulturen jeden Tag zur selben Zeit eine Viertelstunde lang belichtet, und zwar in 55 cm Entfernung von der 700 M K starken Osramlampe; ihre Beleuchtung betrug ausgerechnet ca. 2315 M K; nach der Beleuchtung wurden sie jedesmal wieder in den dunklen Thermostaten von 28° gebracht.

Datum	I. Kultur schon mit Anlagen	Datum	II. Kultur ohne Anlagen				
15. 2. 10^{45}–11	—	15. 2.	—				
16. 2.	Zahlreiche Anlagen, eine Anlage: 0,2 cm groß	16. 2.	Zahlreiche Anlagen				
17. 2.	1 Fruchtkörper in Entwicklung Stiellänge 2,3 cm groß, Hutradius 0,4 „ „	17. 2.	Zahlreiche Anlagen				
18. 2.	Fruchtkörper fertig entwickelt mit reifen Sporen Stiellänge 10,0 cm groß, Hutradius 1,3 „ „	18. 2.	Beginn der Fruchtkörperentwicklung und 12 0,1 cm große Anlagen				
			1)	2)	3)	4)	5)
			0,2	0,2			
19. 2.	—	19. 2.	0,5	0,5	0,2	0,4	0,5
20. 2.	—		↓	↓	↓	↓	↓
21. 2.	Kultur I beleuchtet, Kultur II nicht beleuchtet	20. 2.	Stiel 3,5 Hutradius 0,45	3,2 0,3	1,8 0,3	2,4 0,3	2,9 0,3
		21. 2.	Stiel 4,7 Hutradius 0,45	10,5 cm 1,0 „	11,2 1,0	3,0 0,45	8,8 0,8
			↓	um 1/2 11 Uhr fertig entwickelt		nicht entwickelt	
22. 2. 23. 2. 24. 2.	Keine neue Fruchtkörperbildung in beiden Kulturen		vertrocknend, neues Myzel wächst aus dem Stiel und Hut		5) und 6) um 5 Uhr nachmittags fertig entwickelt.		

Durch die vereinigte Wirkung von kurzer, täglicher Belichtung mit höherer Lichtstärke (2315 M K) und darauffolgender Temperaturerhöhung auf 28° C gelang es Fruchtkörperentwickelung in der gleichen Zeit nachträglich im Dunkeln zu bekommen, wie sie sich sonst unter gewöhnlichen Verhältnissen in voller Beleuchtung mit Tageslicht vollzog. Es genügten insgesamt $1^1/_2$ Stunden Beleuchtung mit 2315 M K, verteilt auf 6 Tage, noch vollständig dazu, daß das Myzel die zur Fruchtkörperentwickelung nötige Lichtenergie aufnehmen konnte. Eine 15 Minuten lange Belichtung mit 2315 M K reichte zur Bildung zahlreicher Anlagen aus; hingegen wurde im vorhergehenden Versuch bei 2×10 Minuten langer Beleuchtung innerhalb von 2 Tagen nur eine Anlage gebildet. Die größere Anzahl der An-

lagen ist wohl zum Teil der höheren Temperatur (28° gegen 17°) zuzuschreiben, der die Kultur ausgesetzt war, wenn sie nicht gerade beleuchtet wurde. Die Fruchtkörper bildeten auch im Dunkeln dunkelbraune Sporen, genau wie am Licht; jedoch ging die Entfaltung der Hüte langsamer von statten, auch welkten sie weniger schnell, und die Stiele wuchsen zum Teil wieder myzelial aus. Das Verhältnis der Stiellänge zu dem Hutradius betrug im Mittel 10. Es war bei diesen Fruchtkörpern größer als bei denen, die in starkem oder schwachem Licht wuchsen. Wahrscheinlich ist dies die Folge des durch die Dunkelheit und die höhere Temperatur gesteigerten Wachstums.

Sahen wir aus dem letzten Versuch, wie reaktionsfähig das Myzel gegen kurze Belichtung mit höherer Lichtstärke (ca. 2000 M K Osramlicht) sein konnte, so wurde dies durch Versuche mit diffusem Sonnenlicht durchaus bestätigt.

Setzte ich kräftig ernährte, etwa vierzehn Tage alte Dunkelkulturen dem Tageslicht aus, so konnten sich schon nach kurzer Zeit, nach 2—3 Tagen, Anlagen bilden. Wenn solche Kulturen, in denen gerade Anlagen entstanden, umgekehrt wieder verdunkelt wurden, so kamen im Laufe des nächsten Tages vielleicht noch einige neue Anlagen im Dunkeln dazu. Der eingeleitete Prozeß der Bildung von Anlagen wirkte also noch eine kurze Zeit im Dunkeln fort. Die weitere Ausbildung der Fruchtkörper unterblieb aber. Erst wenn die Anlagen am Licht eine bestimmte Größe, etwa 0,2—0,4 cm erlangt hatten, wurde die weitere Entwickelung auch im Dunkeln möglich. Voraussetzung dazu war aber, daß helles Tageslicht vorher eingewirkt hatte.

An sieben, Ende Mai 1918 bei 20—25° C sich nachträglich im Dunkeln entwickelnden Fruchtkörpern wurden Messungen gemacht, ebenso wurden 25, im Juni am Tageslicht gebildete Fruchtkörper gemessen. Die Dunkelfruchtkörper waren durchweg größer als die am Licht gebildeten. Der Wert des Verhältnisses von Stiellänge zum Hutradius ergab sich im ersten Fall durchschnittlich zu 9,5, im zweiten zu 6,3. Im Dunkeln wurde demnach das Gesamtwachstum und besonders das Wachstum des Stieles gefördert. Im Vergleich zu dem vorhergehenden Versuch zeigte sich bei den Fruchtkörpern, die sich im Dunkeln nachträglich bei 28° bildeten, ein noch etwas größerer Wert des Verhältnisses: 10. Dies könnte mit durch die höhere Temperatur veranlaßt sein.

In verschiedenen Fällen wurde die Beobachtung gemacht, daß Fruchtkörper, die sich im Dunkeln oder schwachen Licht bildeten, wieder vegetativ auswuchsen. Es geschah dies entweder spontan bei verwelkenden Fruchtkörpern oder infolge künstlicher Verletzung bei jungen Fruchtkörpern. Besonders hübsch war das myzeliale Aussprossen an einem kleinen Dunkelfruchtkörper zu sehen. (Siehe Tafel V, Figur 5 a—b.) Ich zerschnitt diesen auf einem Objektträger in zwei Teile, bedeckte ihn mit einem Deckgläschen und befeuchtete ihn mit reinem Wasser.

Den Objektträger mit den beiden Fruchtkörperhälften brachte ich unter eine feuchte Glocke. Als ich nach drei bis vier Tagen nachsah, waren Hut und Stiel myzelial ausgewachsen. Das neue Myzel hatte sich strahlenförmig von den Fruchtkörpern auf dem Objektträger ausgebildet. Es wurden jedoch keine Anlagen an diesem Myzel gebildet. Nach Färben mit Methylenblaulösung konnte ich besonders gut die zahllosen Schnallenbildungen und Zellenanastomosen des Myzels erkennen. Die Lamellen des Hutes waren schon andeutungsweise vorhanden. Vielleicht infolge davon war die Myzelbildung an der obersten Stelle des Stieles, gerade unterhalb des Hutes, geringer als an allen anderen Stellen des Fruchtkörpers. Es ist möglich, daß diese Zellen nicht mehr Myzel bilden konnten, weil sie schon zu differenziert waren.

Ganz junge Fruchtkörper von *Coprinus stercorarius* und *Agaricus campestris* wuchsen nach Beobachtungen von W. Magnus[1]) in flüssigen Medien in ganz ähnlicher Weise bei vorhergegangener Verletzung myzelial aus.

h) Einfluß verschiedener Spektralgebiete auf die Fruchtkörperentwickelung.

Nachdem ich im vorhergehenden die Wirkung einfarbigen Lichtes behandelt habe, gehe ich nunmehr über zu der Frage, welchen Anteil an der Fruchtkörperbildung Strahlen verschiedener Wellenlängegebiete haben. Bei der Untersuchung dieser Frage konnte ich das im botanischen Institut vorhandene Rot- und Blaufilter (Schottsche Gläser), das Rot- und Blauglas (sogenanntes Überfangglas) und verschiedenfarbige Gelatinefilter von Miethe benutzen. Von flüssigen Farbfiltern gebrauchte ich eine doppelwandige Glocke mit Kaliumbichromatlösung und eine mit Kupferoxydammoniaklösung. Die Durchlässigkeit für die verschiedenen Spektralgebiete und die Energiedurchlässigkeit gegenüber verschiedenen Lichtquellen war von Geheimrat Klebs für seine Versuche an Farnprothallien bestimmt worden. Die näheren Angaben darüber finden sich in der Entwickelungsphysiologie der Farnprothallien (II. Teil 1917, p. 8—12 und p. 63; III. Teil, p. 66).

In einem Versuche mit dem Rot- und Blaufilter (Rotfilter durchlässig für Infrarot bis λ 630, Blaufilter durchlässig für λ 530 bis 400), welche die engsten Spektralgebiete unter den verwendeten Farbfiltern besaßen, wurde im roten Licht nur eine Anlage gebildet. Im blauen Licht dagegen waren schon einen Tag früher zahlreiche Anlagen erschienen, obwohl dieses Glas nur etwa halb so viel Lichtenergie durchließ. Im Juli 1917 wurde bei 30° ein Versuch gemacht über den Eintritt der Fruchtkörperbildung in Kulturen hinter rotem und blauem Miethefilter, im direkten Tageslicht und im Dunkeln. Es ergab sich, daß zuerst im direkten Tageslicht, 10 Tage nach dem Impfen der Kulturen, Fruchtkörper-

[1]) W. Magnus, Über die Formbildung der Hutpilze. Berlin 1906. S. 108 bis 113.

anlagen auftraten. Nach 12 Tagen erschienen hinter dem blauen Miethefilter (durchlässig für λ 520—400) Anlagen, nach 13 Tagen einige hinter dem Rotfilter (Rot bis λ 660). Die Dunkelkultur blieb steril. Im roten Licht wurde also die Anlage verzögert; auch wurden in ihm keine Fruchtkörper entwickelt, während im blauen und weißen Licht es zur Ausbildung von Fruchtkörpern kam.

Zu gleicher Zeit wurde bei Zimmertemperatur ein weiterer vergleichender Versuch mit einer größeren Anzahl von Miethefiltern angestellt. Das Ergebnis war folgendes:

Im Dunkeln	keine Anlagen
Hinter dem hellroten Miethefilter (bis λ 610) . . .	einige winzige Anlagen
„ „ gelben Miethefilter (Rot bis λ 510) . .	2 — 3 Anlagen
„ „ hellgrünen „ (äußerstes Rot bis γ 750, dann 950 — 560)	weiße Punkte
„ „ dunkelgrünen Miethefilter (λ ?) . . .	zahlreiche Anlagen
„ „ blauen „ (520 bis λ 400)	„ „
Im Tageslicht	„ „

Mit zunehmender Länge der Lichtwellen verminderte sich die Zahl der Anlagen. Danach hat auch bei *Bolbitius fragilis* die Wellenlänge des Lichtes einen Einfluß auf die Fruchtkörperanlage. Analog wurde vorher gefunden, daß bei Zunahme der Lichtintensität, welche durch Steigerung der Temperatur der Lichtquelle erreicht wird, eine Vermehrung der Zahl der Anlagen eintrat. Durch Steigerung der Temperatur der Lichtquelle (schwaches Wolframlicht, starkes Osramlicht, Sonnenlicht) wird das Maximum der Strahlungsintensität mehr nach dem blauen Teil des Spektrums verlegt, und es folgt daraus, daß der Hauptanteil an der Vermehrung der Anlagen den blauen Strahlen zukommt.

Ein Versuch mit Glashäuschen aus Rot- und Blauglas zeigte, daß im roten Licht mit etwas weiterem Spektralbezirk auch Entwickelung von Fruchtkörpern eintreten konnte.

Verhalten von *Bolb. frag.* im roten und blauen Glashäuschen.

Sonnenlicht. Temperatur 19,7—23° C.

Der Versuch wurde angestellt mit zwei gut ernährten, im Dunkeln gewachsenen, ganz sterilen Kulturen. 16. 7.—3. 8. 17.

Die Fruchtkörper begannen sich im roten Glashäuschen zwei Tage später als im blauen zu entwickeln. Die Zeit, die die Ausbildung beanspruchte, war im roten Licht etwas länger. Im blauen Licht entwickelten sich 22 Fruchtkörper zu gleicher Zeit. Diese Zahl übertraf noch die hohe Zahl (16) der in starkem Osramlicht gleichzeitig ausgebildeten Fruchtkörper. Bei geringerer Intensität des Lichtes bildeten sich weniger Fruchtkörper. Eine Verstärkung der blauen Strahlen, sei es durch Zunahme der Intensität, sei es durch Absorption der roten Strahlen, bewirkte, daß sich mehr

Fruchtkörper zu gleicher Zeit entwickeln konnten. Gerade daraus ergibt sich, wie außerordentlich fördernd die blauen Strahlen auf die Fruchtbildung wirkten.

Vom Beginn gerechnet	**Rotes Glashäuschen,** durchlässig für Rot von Infrarot bis λ 610	**Blaues Glashäuschen,** durchlässig für alle Strahlen bis auf Rot von Infrarot bis λ 610
Nach 1 Tag	. . . .	Kleine weiße Anlagen
„ 2 Tagen	Vereinzelte Anlagen	In den folgenden Tagen eine ungeheuere Anzahl von Anlagen
„ 3 „	. . . .	Beginn der Fruchtkörperausbildung ↓
„ 5 „	Ausbildung eines Fruchtkörpers ↓	22 Fruchtkörper fertig entwickelt
„ 8 „	1 Fruchtkörper fertig entwickelt	. . . .
„ 9 „	. . . .	Abends 3 neue Fruchtkörper in Ausbildung
„ 10 „	3 neue Fruchtkörper in Entwicklung	. . . .
„ 11 „	4 „ „ „ „	. . ↓ . .
„ 12 „	5 „ „ ↓ „ „	3 Fruchtkörper fertig entwickelt
„ 13 „	3 Fruchtkörper fertig entwickelt	. . . .
„ 14 „	Die beiden letzten Fruchtkörper fertig entwickelt und zwei neue Fruchtkörper angelegt ↓	. . . .
„ 18 „	2 Fruchtkörper fertig entwickelt	. . . .

Datum	Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Datum	Stiellänge	Hutradius
24. 7.	5,0 cm	—	1,0 cm	21. 7.	Mittel von 22 Fruchtkörpern 5,2 cm	
30. 7.	7,7 „	0,18 cm	—			
30. 7.	5,5 „	—	0,7 cm			
30. 7	6,6 „	0,17 cm	—			
30. 7.	8,0 „	0,18 „	—	28. 7.	3,9 cm	0,6 cm
30. 7.	6,6 „	0,16 „	0,6 cm	28. 7.	7,5 „	0,75 „
3. 8.	5,0 „	—	0,9 „	28. 7.	7,5 „	0,75 „
	Mittel: 6,3 cm				Mittel: 5,5 cm	

Die Stiele der Fruchtkörper waren im roten Licht durchschnittlich länger als im blauen Licht. Auch aus einem weiteren Versuch mit dem roten Glashäuschen am Tageslicht ergab sich dasselbe. Die roten Strahlen begünstigen demnach das Längenwachstum der Fruchtkörper.

Da das rote Glashäuschen bei gleicher Entfernung von der Lichtquelle sich bedeutend durchlässiger für die Lichtenergie erwies als das blaue, schienen die blauen Strahlen in der Bewertung ihrer Wirkung den roten Strahlen gegenüber benachteiligt. Daher wurde bei einem Versuch mit Osramlicht aus den bekannten Prozenten der Energiedurchlässigkeit der Gläser (Rotglas 46,3 %, Blauglas 14,8 %) berechnet, wieviel näher an die Lichtquelle das blaue Glashäuschen zu stellen war, damit von beiden Farbgläsern gleichviel Energie durchgelassen wurde.

Versuch mit gleicher Lichtenergie im roten und blauen Glashäuschen.

Osramlicht 463 M K. Versuchsdauer 27. 10.—18. 12. 17.

Rotes Glashäuschen, Rot von Infrarot bis λ 610	Direktes Osramlicht	Blaues Glashäuschen, alle Strahlen bis auf Rot von Infrarot bis λ 610	Direktes Osramlicht
In 200 cm Entfernung 55 Meterkerzen	Entfernung 200 cm 118 Meterkerzen	Entfernung 113 cm 55 Meterkerzen	Entfernung 277 cm 60,5 Meterkerzen
2 Kulturen		2 Kulturen	2 Kulturen
In Kultur I 1—3 Anlagen In Kultur II 4—10 Anlagen In beiden **keine Fruchtkörperentwicklung.** Kultur II in direktes Osramlicht in die gleiche Entfernung gestellt.	Zahlreiche Anlagen und Entwicklung von drei Fruchtkörpern	Anlagen und Entwicklung von Fruchtkörpern	Zahlreiche Anlagen und Entwicklung von Fruchtkörpern

Direktes Osramlicht: Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Blaues Glashäuschen: Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Direktes Osramlicht (277 cm): Stiellänge	Stielbreite	Hutradius
cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm
6,5	0,12	1,25	6,0	—	0,95	5,9	0,1 —0,12	0,70
6.2	—	0,90	6,8	0,1 —0,15	0,80	5,4	0,06—0,12	0,70
4,3	—	0,75	5,5	0,08—0,5	0,5	9,0	0,13—0,2	0,75
			7,8	0,08—0,2	0,75	8,0	0,10—0,15	0,70
			6,4	—	0,7			
$\frac{\text{Stiellänge}}{\text{Hutradius}} = 6{,}0$			$\frac{\text{Stiellänge}}{\text{Hutradius}} = 9{,}0$			$\frac{\text{Stiellänge}}{\text{Hutradius}} = 7{,}3$		

Bei einer Versuchstemperatur 14—20° C genügte eine Lichtstärke von ca. 55 M K nicht mehr, um im roten Glashäuschen Fruchtkörperentwickelung hervorzurufen. Im blauen und weißen Osramlicht trat dagegen bei der gleichen Lichtenergie Fruchtkörperbildung ein. Daß das Ausbleiben der Fruchtkörperbildung nur an der Einwirkung der roten Strahlen lag, ergab sich daraus, daß Fruchtkörperentwickelung eintrat, sowie ich die Kultur dem direkten Osramlicht aussetzte. Im Juli hatten sich aber in demselben roten Glashäuschen bei Bestrahlung mit Sonnenlicht — also mit höherer Lichtstärke — Fruchtkörper gebildet. Es zeigte sich demnach, daß die Fruchtkörperentwickelung bei *Bolbitius fragilis* nur möglich im roten Licht wird, wenn die **Intensität des einwirkenden Lichtes stark genug** ist. Ein ähnliches Abhängigkeitsverhältnis von der Stärke des roten Lichtes fand G. Klebs[1]) bei den Farnen *Aspidium Thelypteris* und *Lygodium japonicum*. „*Aspidium Thelypteris* bildet im

[1]) G. Klebs, Teil III. 1917. S. 92 und 93.

Winter hinter dem Rotfilter nur gestreckte Keimlinge, vom Frühjahr ab, besonders im Sommer, allgemein Prothallien." Bei *Lygodium* kann im roten Licht Prothallienbildung erst eintreten, wenn die Intensität der Osramlampe hoch genug ist.

Auch im gelben Licht der Kaliumbichromatglocke erwies sich *Bolbitius fragilis* abhängig von der Intensität der Lichtquelle. Eine mit Anlagen bedeckte Kultur wurde im Dezember unter der Kaliumbichromatglocke einer Bestrahlung mit der 378 MK starken Osramlampe ausgesetzt. Innerhalb der vierzehn Tage, die der Versuch dauerte, trat keine Fruchtkörperentwickelung ein. Die Glocke war durchlässig für 57,4 % Lichtenergie, und somit wurde die Kultur von Licht mit ca. 54 MK getroffen. Es war dies etwa dieselbe Lichtstärke, welcher die Kulturen im vorhergehenden Versuch mit dem roten und blauen Glashäuschen ausgesetzt waren.

Ein Versuch im Sommer bei Einwirkung von starkem Sonnenlicht ergab aber, daß bei größerer Lichtstärke sich sehr wohl Fruchtkörper im gelben Licht der Kaliumbichromatglocke ausbilden konnten.

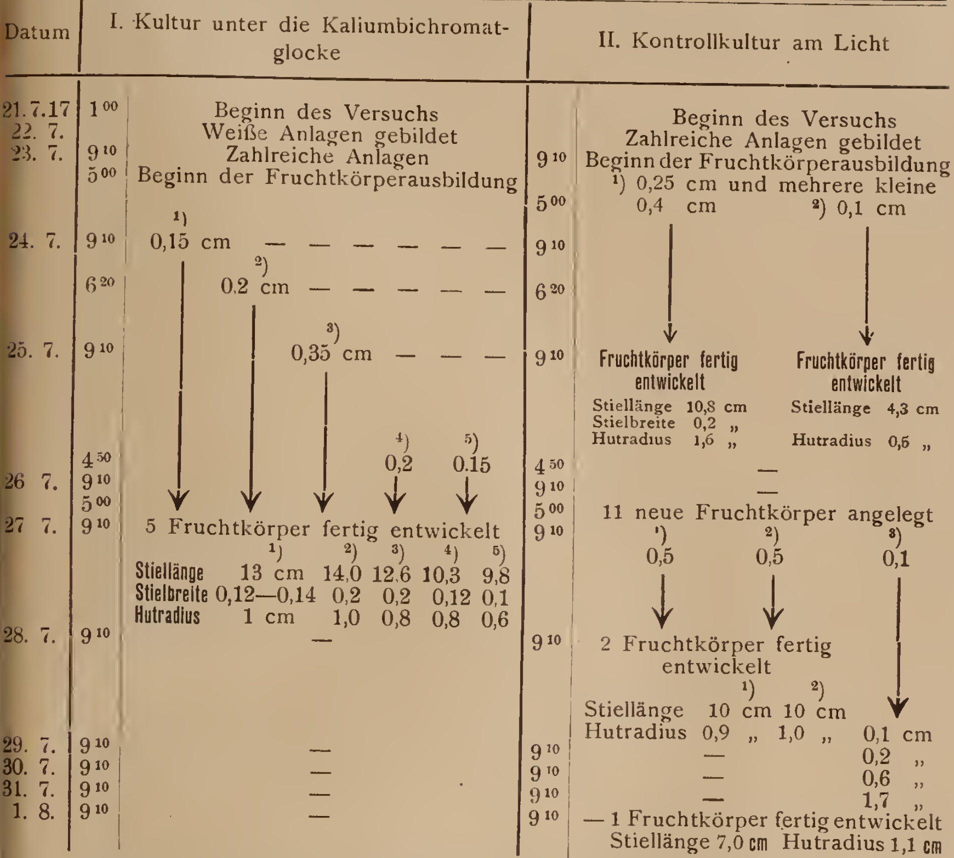
Verhalten von *Bolbitius fragilis* unter der Kaliumbichromatglocke im Vergleich zu direktem Tageslicht.

Kaliumbichromatlösung durchlässig für Rot, Orange, Gelb, Grün bis λ 530 (vgl. G. Klebs 1917, p. 63, 2. Teil). Die Glocke stand in der Nähe des Zimmerfensters. Versuchsdauer 21. 7.—1. 8. 17. Durchschnittliche Temperatur 21,5° C.

Versuch angestellt mit zwei einen Monat alten sterilen Dunkelkulturen auf mit Erde vermischtem Pferdemist.

Unter der Kaliumbichromatglocke gebrauchten die Fruchtkörper durchschnittlich etwas längere Zeit zu ihrer Ausbildung. Das Verhältnis der Stiellänge zum Hutradius betrug bei den Fruchtkörpern unter der Glocke 14, im Tageslicht 8,4. Die gelbroten Strahlen bewirkten hier eine für *Bolbitius fragilis* recht starke Vergeilung.

In einem weiteren zu gleicher Zeit angestellten Versuch mit der Kaliumbichromat- und Kupferoxydammoniakglocke (durchlässig für Grün, Blau, Violett von λ 250) wurde bei Anwendung jüngerer Kulturen als im vorhergehenden Versuch im gelben Licht der Beginn der Fruchtkörperausbildung um mehrere Tage hinausgeschoben. Unter der blauen Glocke war das Verhältnis von Stiellänge zum Hutradius 7,6; die blauen Strahlen verkleinern demnach im Gegensatz zu den rotgelben Strahlen das Verhältnis der einzelnen Fruchtkörperteile zueinander.



Datum		I. Kultur unter die Kaliumbichromatglocke		II. Kontrollkultur am Licht
21.7.17	1^{00}	Beginn des Versuchs		Beginn des Versuchs
22. 7.		Weiße Anlagen gebildet		Zahlreiche Anlagen gebildet
23. 7.	9^{10}	Zahlreiche Anlagen	9^{10}	Beginn der Fruchtkörperausbildung 1) 0,25 cm und mehrere kleine
	5^{00}	Beginn der Fruchtkörperausbildung	5^{00}	0,4 cm 2) 0,1 cm
24. 7.	9^{10}	1) 0,15 cm	9^{10}	
	6^{20}	2) 0,2 cm	6^{20}	
25. 7.	9^{10}	3) 0,35 cm	9^{10}	1) Fruchtkörper fertig entwickelt: Stiellänge 10,8 cm, Stielbreite 0,2 „, Hutradius 1,6 „ — 2) Fruchtkörper fertig entwickelt: Stiellänge 4,3 cm, Hutradius 0,5 „
	4^{50}	4) 0,2 5) 0.15	4^{50}	—
26. 7.	9^{10}		9^{10}	—
	5^{00}		5^{00}	11 neue Fruchtkörper angelegt
27. 7.	9^{10}	5 Fruchtkörper fertig entwickelt 1) Stiellänge 13 cm, Stielbreite 0,12—0,14, Hutradius 1 cm 2) Stiellänge 14,0, Stielbreite 0,2, Hutradius 1,0 3) Stiellänge 12,6, Stielbreite 0,2, Hutradius 0,8 4) Stiellänge 10,3, Stielbreite 0,12, Hutradius 0,8 5) Stiellänge 9,8, Stielbreite 0,1, Hutradius 0,6	9^{10}	1) 0,5 2) 0,5 3) 0,1
28. 7.	9^{10}	—	9^{10}	2 Fruchtkörper fertig entwickelt 1) Stiellänge 10 cm, Hutradius 0,9 „ 2) Stiellänge 10 cm, Hutradius 1,0 „ 3) 0,1 cm
29. 7.	9^{10}	—	9^{10}	— 3) 0,2 „
30. 7.	9^{10}	—	9^{10}	— 3) 0,6 „
31. 7.	9^{10}	—	9^{10}	— 3) 1,7 „
1. 8.	9^{10}	—	9^{10}	— 1 Fruchtkörper fertig entwickelt Stiellänge 7,0 cm Hutradius 1,1 cm

i) Einfluß der Nährstoffe auf die Myzelbildung und Entwickelung von Fruchtkörpern.

Am besten gedieh *Bolbitius fragilis* auf Pferdemist oder auf mit Mist vermischter Erde.

Auf Pferdemistextraktagar war das Wachstum des Myzels bei mittlerer Konzentration am stärksten. In einigen Kulturen kam es zur Anlage von Fruchtkörpern. Aber nur in einem Teil dieser Kulturen bildeten sich die Fruchtkörper fertig aus. Sie waren bedeutend kleiner als die Fruchtkörper in den Mistkulturen. Daß verhältnismäßig selten Fruchtkörperentwickelung auf Mistagar erfolgte, steht vielleicht in Beziehung zu der geringen Ausbildung von Luftmyzel auf dem Agar. Die Anlagen saßen auch hauptsächlich an dem Rand der Kulturschalen, an welchem das Myzel mit der Glaswand in Berührung stand und eine stärkere Transpiration der Hyphen möglich war. Auf Pflaumensaft- und Malzextraktagar entwickelte sich zwar mehr Luftmyzel, doch beobachtete ich in diesen Kulturen keine Fruchtkörper.

Auch auf Fleischextraktpeptonagar (1 %, 1 %, 1,5 %) gedieh das Myzel recht gut. Dagegen war auf Nährgelatine nur schlechtes

Wachstum des Pilzes zu verzeichnen, und zwar aus dem Grunde, weil das Myzel die Gelatine verflüssigte. Hierin verhält sich *Bolbitius fragilis* wie andere Coprinusarten. Diese zeigen nach Versuchen von J. Weir[1]) die gleiche Erscheinung.

Unter den flüssigen Nährsubstraten ist besonders Erbsenwasser hervorzuheben. In ihm entwickelte sich das Myzel ganz außerordentlich üppig. Die Flüssigkeit wurde dabei deutlich alkalisch. Es war nicht so leicht, Reinkulturen des Pilzes zu bekommen. Ein gebräuchliches Mittel, Bakterienentwickelung sicher zu hindern, ein Zusatz von organischer Säure, erwies sich als ungünstig bei *Bolb. frag.* Bei Zusatz von 0,5 % Zitronensäure wuchs das Pilzmyzel nicht mehr an. Demnach liebt *Bolbitius frag.*, gerade wie die meisten Fäulnisbakterien neutralen oder schwach alkalischen Nährboden.

Im Gegensatz zu Penicilliumarten, die sehr bald ihr Myzel über die Oberfläche flüssiger Nährsubstrate erheben können, wächst das Myzel von *Bolbitius fragilis* hauptsächlich innerhalb der Flüssigkeit selbst. Gerade wie auf dem Mistagar bildete sich auf der Oberfläche des Substrates und an den Glaswänden nur ganz wenig Luftmyzel. Die Flüssigkeitskulturen blieben steril, da die Hyphen nicht genügend transpirieren konnten. Erst als die Hauptmenge der Flüssigkeit durch Lockerung des Wattestopfens abgedunstet war, beobachtete ich in zwei Kulturen die Bildung von Anlagen.

Nach mehreren Mißerfolgen glückte es mir in zwei anderen Fällen auch eine volle Entwickelung von Fruchtkörpern zu bekommen. Ich benutzte Myzelstücke, an denen noch Reste von Erbsen hingen und wusch sie mit sterilem Wasser aus. Das eine Mal brachte ich Myzelstücke in ein steriles Gefäß auf feuchtes Filtrierpapier, das andere Mal in ein Gefäß ohne Papier. In beiden Fällen bildete sich neues Myzel, da noch feste Nährstoffe vorhanden waren. Besonders aber auf dem Filtrierpapier breitete sich das Myzel rasch aus, so daß ich annehme, daß die Zellulose des Papiers bei der Ernährung mitverarbeitet wurde. An dem neuen Myzel bildeten sich nach einiger Zeit Anlagen, und es entwickelten sich daraus mehrere kleine, ganz normale Fruchtkörper, auch ein größerer Fruchtkörper kam zur Entwickelung. Da sich in der Kultur ohne Filtrierpapier gleichfalls Fruchtkörper bildeten, so bietet Erbsenwasser *Bolb. frag.* alle Nährstoffe, die er zu seiner vollen Entwickelung braucht.

Von künstlichen Nährlösungen, die ich mit verschiedenen Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen herstellte, erwies sich als günstig eine Nährlösung von 0,1 % Knop, 0,4 % Traubenzucker und 0,4 % Asparagin. Das Myzel des Pilzes entwickelte sich eine Zeitlang sehr schön in dieser Lösung, nach kurzer Zeit aber hörte die anfangs sehr rasche Entwickelung auf. Als Grund ergab sich eine alkalische Reaktion der vorher ganz schwachsauren

[1]) J. Weir, Untersuchung über die Gattung *Coprinus*. (Flora. CIII. N. F. 3. 1911.)

Nährlösung. Auch hier versuchte ich wieder, das Myzel zur Fruchtbildung zu bringen. Es wurde mit destilliertem Wasser ausgewaschen. Direkt eine Fruchtkörperbildung zu erhalten, gelang mir nicht. Wieder setzte ich ein Myzelstück auf feuchtes Filtrierpapier. Es wuchs aus und weiter über das Papier bis zur Glaswand und bildete im starken Osramlicht einige Fruchtkörperanlagen. Eine Weiterentwickelung der Fruchtkörper aber erfolgte nicht. Auch J. Weir[1]) benutzte Filtrierpapier als Kohlenstoffquelle bei seiner Untersuchung über das Kalkbedürfnis einiger Coprinus-Arten.

Allgemein wächst das Myzel in geeigneten Nährlösungen gut, aber für die Fruchtbildung ist es besser, einen festen lockeren Nährboden, wie Mist, zu wählen, und zwar deswegen, weil an ihm sich mehr Luftmyzel entwickelt.

k) Einfluß des Mediums auf die Fruchtbildung.

Ein auffälliges Verhalten von *Bolbitius frag.* in einer mit Wasser bedeckten Mistkultur habe ich noch zu erwähnen.

Ich hatte die Beobachtung gemacht, daß erschöpfte Kulturen, wenn sie eine Zeitlang dunkel gestellt wurden, wieder am Licht neue Fruchtkörper bilden konnten. Ich stellte deshalb häufig erschöpfte Kulturen ins Dunkle. Das Gefäß einer solchen, längere Zeit im Dunkeln gehaltenen Kultur wollte ich für andere Zwecke brauchen und goß zum Aufweichen so viel Wasser hinein, daß das ganze Myzel eben damit bedeckt war. Die Kultur stand im hellen, diffusen Tageslicht; die Temperatur, es war Mai, betrug 20—25° C. Nach zwei, drei Tagen begannen plötzlich sich unter dem Wasser Fruchtkörper zu entwickeln. Drei Fruchtkörper wuchsen bis zur Wasseroberfläche, erhoben sich über diese hinaus und breiteten in der Luft auf etwas verlängerten Stielen ihre Hüte aus. Ein Fruchtkörper, der nicht bis zum Wasserspiegel gelangte, bildete unter Wasser braune Sporen, sein Stiel blieb kurz, er streckte sich nicht vollkommen.

Andere Fruchtkörper stellten ihr Wachstum ein, als ihre Hüte noch hell waren, sie bildeten keine Sporen. Dagegen wuchsen sie, besonders ihre Hüte, nach einigen Tagen myzelial aus.

Wie hat man sich hier nun wohl die Fruchtbildung zu erklären? Bei Coprinus-Arten ist eine vollständige Entwickelung im Wasser noch nicht beobachtet worden; wohl machte Gräntz[2]) Versuche in dieser Richtung an *Cop. stercorarius*, aber nur mit negativem Erfolg. Dagegen beobachtete er bei *Pilobolus microsporus* eine Bildung von Fruchtträgern, die zum Teil erst bei Berührung mit der Luft an der Wasseroberfläche, zum Teil aber auch im Wasser selbst Sporangien ausbildeten. Ich versuchte, ob sich nicht in anderen erschöpften Kulturen, welche ebenfalls eine Zeitlang im Dunkeln gestanden hatten, dieselbe Erscheinung mit Wasser als Medium hervorrufen ließe. Ich hatte darin aber keinen

[1]) J. Weir, Flora. CIII. 1911. S. 87—90.
[2]) Gräntz, Diss. 1898. S. 61—63.

Erfolg. Die Kultur, in der die Fruchtkörperbildung auch im Wasser eintrat, hatte im Dunkeln reichlich Nährstoffe speichern können. Sie war sehr trocken geworden. Durch die Aufnahme von Wasser erhielt das Protoplasma wieder erhöhte Bewegungsfähigkeit. Da das Myzel das Wasser nicht an allen Stellen gleichmäßig aufnehmen konnte, entstanden vielleicht irgendwelche Konzentrationsdifferenzen in ihm. Es ist möglich, daß diese zusammen mit der Einwirkung des Lichtes die Fruchtkörperbildung verursachten. Die Fruchtkörperentwickelung im Wasser bei *Bolb. fragilis* erschien mir als etwas Außergewöhnliches. Daher untersuchte ich das Verhalten von Bolbitius-Kulturen in sehr verschiedenen Entwickelungszuständen, anfangend bei älteren, sterilen Dunkelkulturen und endend bei Kulturen, in denen die Fruchtkörper schon eine gewisse Größe erreicht hatten. Bedeckte ich sterile Dunkelkulturen am Licht mit einer dünnen Wasserschicht, so konnte ich keine Fruchtbildung beobachten. Dann nahm ich Kulturen, welche gerade anfingen, Fruchtkörper zu bilden. Ich bemerkte, daß kleine Fruchtkörper von etwa 0,1—0,5 cm Größe um 0,05—0,1 cm bis zum nächsten Tage unter Wasser wachsen konnten, dann aber ihr Wachstum einstellten. Fruchtkörper, die eine Größe von 0,8—3,0 cm besaßen, konnten bis zum folgenden Tag um 0,05—0,4 cm länger werden. Bei zwei Fruchtkörpern trat eine volle Entwickelung ein. Als ich sie mit Wasser bedeckte, war der größere der beiden Fruchtkörper 2,0 cm groß. Die Hüte waren schon ziemlich differenziert. Die Fruchtkörper waren kurz vor dem Stadium der Streckung. Sie wuchsen durch die dünne Wasserschicht, die sie von der Wasseroberfläche trennte, hindurch und entfalteten ihre Hüte an der Luft. Die Größe der Fruchtkörper betrug:

	Stiellänge	Hutradius	Hutradius / Stiellänge
1	5,5 cm	0,95 cm	6,0
2	4,9 „	0,8 „	

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß das Wasser im allgemeinen die Fruchtkörperentwickelung hemmt. Der Hauptgrund dazu wird in der Unterdrückung der Transpiration zu suchen sein. War das Wachstum der Fruchtkörper aber schon hinreichend gefördert, so konnte unter Umständen eine volle Entwickelung möglich werden. Während in meiner Versuchsanordnung die beiden Fruchtkörper aus dem Wasser herauswuchsen, beobachtete Gräntz[1]) einige Male auch eine Entfaltung von an der Luft gebildeten Hüten von *Coprinus stercorarius* unter Wasser. Es scheint also von einem bestimmten Reifezustand des Fruchtkörpers ab das Medium keinen wesentlichen Einfluß mehr auszuüben.

[1]) Gräntz, 1898. S. 63.

III. Bolbitius titubans (Bull.).

a) Vorkommen und Aussehen.

Wurde Mist, sei es Pferde-, Ziegen- oder Kuhmist, unter eine feuchte Glocke gebracht, so erschien auf ihm eine Reihe von Coprinus-Arten. Wenn die Bildung von Coprinus-Fruchtkörpern dann allmählich aufhörte, entwickelten sich stets Pilze der Bolbitius-Gruppe. Unter den Fruchtkörpern dieser Gruppe befanden sich in den beobachteten Fällen nicht ein einziges Mal solche von *Bolb. fragilis*. Vielleicht kommt dieser in der Natur wohl nur auf gedüngter Erde vor. Dort war er auch gefunden worden.

Zur Zeit, als die Bolbitius-Fruchtkörper sich entwickelten, war der Mist durch die vorhergehende Vegetation sicher schon seiner besten Nährstoffe beraubt. Sein Aussehen war schon recht zersetzt. Es schienen daher diese Pilze keine großen Ansprüche an ihre Ernährung zu stellen. Die Entwickelung von Fruchtkörpern dauerte oft 6—8 Wochen an. Die zuerst gebildeten Fruchtkörper waren etwa so groß wie die Fruchtkörper von *Coprinus lagopus* Mit der Zeit wurden sie aber immer kleiner. In Farbe und Aussehen waren sie einander recht ähnlich. Ob es zwei oder mehrere Arten waren, war schwierig zu entscheiden. Auf jeden Fall verhielten die zwei äußerlich gleichen Pilze, die ich in Kultur nahm, sich physiologisch verschieden. Auffällig war, daß die Bolbitius-Fruchtkörper sich in den kühleren Monaten bei ziemlich niederen Zimmertemperaturen noch so gut entwickeln konnten. *Coprinus Hendersonii* fand ich ebenfalls im Winter häufig auf Mist (siehe Abbildung Tafel V, Figur 6a—b). Auch im Sommer beobachtete ich Exemplare dieser Coprinus-Art. Die Temperaturgrenze für die Fruchtbildung muß bei den erwähnten Pilzen recht niedrig sein, sie liegt tiefer als die von *Bolbitius fragilis* und *Coprinus narcoticus*. Die beiden kultivierten Pilze hatten folgendes Aussehen:

Beschreibung von Bolbitius titubans (Bull.).[1])

Hut: gelb bis braun, reif schmutziggraubraun, eiförmig glockig, bis 2,2 cm breit, gerieft gefaltet, unter Spalten der Lamellen aufschirmend, Rand schließlich umgerollt, sehr zart, bis auf die Mitte häutig durchscheinend.

Stiel: weiß-bräunlich, zart, fast bereift, steif, sehr zerbrechlich, 6—11 cm lang, Basis schwach behaart.

Lamellen: bräunlich, fast frei, stärker zerfließlich als bei *Bolbitius fragilis*.

Sporen: dunkelbraun, elliptisch, unregelmäßig. 12,2—16,8 μ lang, 7—9 μ breit.

Vorkommen: auf Mist.

Abbildung siehe Tafel V, Figur 7a und b.

---

[1]) Siehe auch A. Ricken, Die Blätterpilze Deutschlands usw. 1910. Lief. II. S. 70.

Besonders der eine, etwas mehr untersuchte *Bolbitius titubans* verhielt sich physiologisch in mancher Beziehung recht ähnlich wie *Bolbitius fragilis.*

Im Gegensatz zu diesem Pilz aber bildete er sehr wenig Luftmyzel. Nach etwa 18 Tagen erschienen die Fruchtkörperanlagen. Sie saßen mehr auf dem Mist selbst, während *Bolb. fragilis* sie größtenteils an dem die Glaswand bedeckenden Myzel bildete. Die Ausbildungszeit der Fruchtkörper betrug etwa drei Tage.

b) Verhalten in Licht und Dunkel, bei verschiedener Temperatur.

In Kulturen, in denen sich gerade Anlagen bildeten, entwickelten sich, wie aus der Tabelle ersichtlich, in schwachem und selbst sehr schwachem Licht normale Fruchtkörper. In dieser Beziehung verhielt sich der Pilz genau wie *Bolbitius fragilis.* Da aber die untere Temperaturgrenze für die Fruchtkörperbildung bei *Bolbitius titubans* tiefer als die von *Bolbitius fragilis* lag, konnte er bei noch niedrigerer Temperatur als dieser Pilz (ca. 13,5 gegen 14—16^0, siehe p. 273) Fruchtkörper im schwachen Wolframlicht bilden. Das Verhältnis der Stiellänge der Fruchtkörper zum Hutradius wurde durch Verringerung der Lichtintensität auf 0,1 M K nicht geändert, wenn man es mit dem mittleren Wert 12 bei diffusem Sonnenlicht im Dezember und Februar vergleicht. Dagegen tritt bei den meisten Coprinus-Arten in schwächerem Licht eine Verlängerung der Fruchtkörperstiele ein. Bei *Bolbitius fragilis* wurde dies Verhältnis wenig, aber doch etwas verschoben.

Die größere Beständigkeit des Verhältnisses gegenüber Intensitätsunterschieden ist vielleicht charakteristisch für die Bolbitius-Arten. Es schien eher ein Unterschied in der Wirkung verschiedener Temperaturen zu bestehen. Eine Temperaturerhöhung von ca. 14—18^0 im Dezember, auf 20^0 (Thermostat) im Februar hatte eine Verschiebung des Verhältnisses $\frac{\text{Stiellänge}}{\text{Hutradius}}$ von 8 auf 14 zur Folge. Sowohl durch Zunahme der Lichtintensität, als durch Temperaturerhöhung wurde die Anzahl der gebildeten Anlagen vermehrt. Die Temperatur wirkte auch formbildend auf die jungen Anlagen: Gleichalte junge Fruchtkörper waren bei 30^0 lang und schmal, bei 10—15^0 kurz und gedrungen. Abbildung siehe Tafel VI Figur 8 a und b. Bei 30^0 wurden Fruchtkörper im Licht normal ausgebildet. Dagegen wurde ein im Licht angelegter Fruchtkörper bei 30^0 im Dunkeln nicht weiter entwickelt. Auch trat keine neue Fruchtkörperbildung in der verdunkelten Kultur ein.

In zwei Kulturen, die während des März und April dunkel gehalten wurden, bildeten sich nur einige Anlagen. Später, bei Zunahme der Zimmertemperatur, entwickelten sich in der einen Kultur, die im Dunkeln belassen wurde, ein vergeilter und ein normaler Fruchtkörper, während in der anderen Kultur sich am Licht schon einige Tage früher Fruchtkörper gebildet hatten.

Tabelle mit Fruchtkörpern von *Bolbitius titubans* (Bull.) bei verschiedener Temperatur, im Dunkeln und verschieden starkem Licht.

Lichtquellen	Temperatur	Datum	Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Stiellänge / Hutradius
Diffuses Sonnenlicht	unter 20 ca. 14—18° C	Dezember 1917	7,1 cm 8,2 „ 6,0 „ 8,8 „	0,13—0,25 0,15—0,2 — —	0,85 cm 1,00 „ 0,90 „ 1,10 „	8,3 8,2 6,7 8,0 Mittel 8 (Mittel 12)
	20° C	Februar 1918	10,7 cm 9,3 „ 8,7 „ 8,4 „ 7,6 „ 9,2 „ 9,8 „	— — — — — 0,06—0,15 0,09—0,15	ca. 0,6 cm „ 0,7 „ „ 0,6 „ „ 0,7 „ „ 0,7 „ „ 0,6 „ „ 0,7 „	17,8 13,3 14,5 12,0 10,8 15,3 14,0 Mittel 14
Osramlicht, hinter Rauchglas mit 0,14 % Energiedurchlässigkeit. Beleuchtung ca. 12 MK	ca. 17,5°	1. 12. 17 1. 12. 17	9,7 cm 8,4 „	— —	0,9 cm 0,65 „	10,8 13,0 Mittel 12
Wolframlicht, hinter Rauchglas mit 0,14 % Energiedurchlässigkeit. Beleuchtung 0,2 MK	ca. 13,5°	10.12.17 10.12.17	9,4 cm 9,4 „	— —	1,00 cm 0,65 „	9,4 14,5 Mittel 12
Wolframlicht, hinter den 2 Rauchgläsern mit 0,14 und 0,46 % Energiedurchlässigkeit. Beleuchtung 0,1 MK	ca. 20°	17. 1. 18 20. 1. 18	4,5 cm 8,0 „	— —	0,3 cm 0,8 „	15 10 Mittel 12,5
Dunkelheit	Zimmertemperatur	15. 5. 18	13,0 cm	0,1—0,18	1,05 cm	12,4

Sonst wurde keine Fruchtkörperentwickelung im Dunkeln beobachtet. In der sehr geringen Neigung, Fruchtkörper im Dunkeln zu bilden, näherte der Pilz sich dem Verhalten von *Bolbitius fragilis*. Der andere in Kultur genommene *Bolbitius titubans* bildete dagegen im Dunkeln eine Unmenge von Anlagen. Aus diesen entwickelten sich zahlreiche, stark vergeilte Fruchtkörper, die zum Teil größere Länge erreichten. Der größte wurde 18 cm lang. An einigen wurde das Hymenium am Hut differenziert; jedoch wurden keine reifen Sporen gebildet.

Die Fähigkeit, im Dunkeln vergeilte Fruchtkörper zu entwickeln, teilte dieser Pilz mit dem nun folgenden *Coprinus narcoticus*, einem Vertreter der zweiten Gruppe, gemäß der Einteilung der Pilze in der Einleitung.

IV. Coprinus narcoticus (Batsch).

a) Beschreibung und Abbildung.

Coprinus narcoticus fand ich zufällig, als ich nicht sterilisierten Kuhmist, auf dem sich bei Zimmertemperatur Sklerotien eines *Coprinus similis* ähnlich sehenden Pilzes gebildet hatten, in den Thermostaten von 35—37° brachte. Für das Wachstum dieses Pilzes erwies sich diese Temperatur ungünstig. Daher konnte sein Myzel von dem eines anderen Pilzes überwuchert werden, und es erschienen in der Kultur ganz andere als die erwarteten Fruchtkörper. Ihrem Aussehen nach konnte es sich nur um *Coprinus narcoticus* handeln. Durch Überimpfen auf frischen sterilisierten Kuhmist stellte ich mir Reinkulturen dieses Pilzes dar.

Die erste und zugleich ausführliche Beschreibung und Abbildung dieses interessanten Pilzes als gabelförmigen Russchwamm oder *Agaricus narcoticus* findet sich bei Batsch[1]) in seinem Pilzbuch aus dem Jahre 1786. Massee[2]) und A. Ricken[3]) geben ebenfalls gute Beschreibungen des Pilzes. A. Ricken beschreibt den Pilz wie folgt:

Coprinus narcoticus (Batsch) **Narkotischer Tintling.**

Hut: wässerig blaß, gerieft, durch zurückgekrümmte, flockige Schuppen weißzottig, schl. nackt, keulenförmig ausgebreitet 1—3, sehr zart.

Stiel: weiß, durchscheinend, weißzottig, bald kahl, aufwärts verjüngt 3—6/2, röhrig, gebrechlich.

Lamellen: weiß, schl. schwärzlich, den Stiel berührend.

Fleisch: von betäubendem, alkalisch, narkotischem Geruch.

Sporen: schwarz 10—12/5—6 (Sacc.)[4]. An waldigen Orten auf Mist 7—9. Seltener. Durch den starken Geruch von allen leicht zu unterscheiden.

Abbildung siehe Tafel VI, Figur 9 a—d.

Über das physiologische Verhalten von *Coprinus narcoticus* ist, so viel ich weiß, nichts Näheres bekannt. Gerade bei diesem Pilz fand ich einen starken Einfluß von Licht, Temperatur und Feuchtigkeit auf die Fruchtbildung.

b) Normale Entwickelung am Licht.

Das Myzel von *Cop. narc.* breitet sich sehr rasch über frischem Kuhmist aus; es wird dabei sehr viel zartes Luftmyzel gebildet. Da dieses sehr empfindlich gegen Feuchtigkeitsdifferenzen ist, so ist das Gedeihen des Pilzes durch den Feuchtigkeitsgehalt der Luft in der Kultur stark beeinflußbar. Die kleinen Fruchtkörperanlagen haben zuerst eine mehr spitzkegelige Form, während sie bei *Bolbitius fragilis* und den anderen von mir beobachteten Coprinusarten rundlich sind.

---

[1]) Batsch, Erste Fortsetzung nach der Natur gemalter und beschriebener Schwämme. 1786. S. 80.

[2]) Massee, A Revision of the Genus Coprinus. (Ann. of Bot. 1896. p. 160.)

[3]) A. Ricken, Die Blätterpilze Deutschlands usw. 1910. S. 59.

[4]) Nach meinen Messungen 9,4—11,2 μ lang, 5,7—7,5 μ breit.

Die Entwickelung der Fruchtkörper beansprucht mehr Zeit als bei *Coprinus lagopus*; sie kann vier und noch mehr Tage betragen. Der Hut ist in den ersten Tagen äußerst rudimentär, nach 2—3 Tagen wird er erst meßbar groß. Dann aber wird bei normaler Beleuchtung die Entwickelung des Hutes gerade wie bei *Coprinus lagopus* stärker als die des Stieles gefördert. Die Streckung des Stieles erfolgt nachts. Bei der Aufspannung des Hutes am Morgen sieht man, daß die Lamellen nicht bis zum Hutrand reichen. Am Rande findet sich eine Art Schleier, der bei der Spaltung der Lamellen mitzerreißt und ebenso wie diese zerfließt. Die graubräunlichen Schüppchen des Hutes bestehen aus Ketten langgestreckter, plasmareicher Zellen.

An dem Myzel und an den Fruchtkörperstielen beobachtete ich reichliche Guttation. Das Auffallendste an dem Pilz aber ist der starke, alkalisch-narkotische Geruch, den schon Batsch als Kopfschmerzen erregend schildert. Dieser Geruch tritt hauptsächlich bei der Fruchtkörperentwickelung auf. Mit feuchtem Kurkumapapier erhielt ich eine Bräunung, mit rotem Lakmus eine deutliche Bläuung des Papiers. In den von dem Pilz entwickelten Gasen muß also Ammoniak enthalten sein. Einige Kulturen unter einer feuchten Glocke, welche unten durch Wasser abgeschlossen war, zeigten so starke Gasentwickelung, daß nach einiger Zeit in dem abschließenden Wasser alkalische Reaktion eintrat. Es ist merkwürdig, daß der Pilz Stickstoff in dieser Form abgibt, während nahverwandte Arten den Stickstoffgehalt des Substrates ganz zu ihrer Eiweißsynthese verwenden können.

c) Verhalten im Dunkeln und Einfluß der Feuchtigkeit.

Coprinus narcoticus gehört zur Gruppe derjenigen Pilze, die unabhängig vom Licht auch im Dunkeln Fruchtkörper anlegen können. Die im Dunkeln wachsenden Fruchtkörper bildeten aber keine Hüte aus, sie erfuhren eine Überverlängerung des Stieles, sie vergeilten. Ganz besonders auffallend war, daß um den dünnen, weißen Stiel sich im Dunkeln ein dichter, feiner Haarpelz entwickelte, der um so üppiger sich gestaltete, je feuchter die Kultur gehalten wurde. Abbildung siehe Tafel VI, Figur 10 A—K. Wenn ich beim Abzeichnen den Deckel der Kultur absetzte, fiel der Pelz sichtlich zusammen und überall traten an ihm Flüssigkeitströpfchen auf.

A. Knoll hat besonders über die Guttation an Fruchtkörpern von Coprinusarten Studien gemacht. *Coprinus narcoticus* erwies sich als ausgezeichnetes Beispiel hierfür.

Die Haarbildung beschränkte sich nicht nur auf die Basis des Fruchtkörperstieles wie bei *Coprinus lagopus*, sondern sie reichte häufig hinauf bis unter den Hutansatz. Nicht ausschließlich im Dunkeln zeigte sich die starke Haarbildung, sie erfolgte auch im schwachen Licht, und zwar konnte sie eintreten, weil dort, im Gegensatz zu stärkerem Licht, der Stiel erst ein Stück heranwuchs, ehe die Hutausbildung begann. Wenn an im Dunkeln

vergeilten Fruchtkörpern die Transpiration sich dadurch änderte, daß der Feuchtigkeitsgehalt im Kulturgefäß durch Lüften des Deckels ein anderer wurde oder die Kultur stärkerem Licht ausgesetzt wurde, so hatte dies meistens ein Verwelken der Fruchtkörper zur Folge.

Durch einen vergleichenden Versuch im Licht und im Dunkeln wurde gefunden, daß bei Verzögerung der Transpiration der Hyphen durch Überleiten eines Luftstromes die Fruchtkörperbildung im Dunkeln früher als im Licht einsetzte. Ob bei dieser Änderung des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft auch die Ausbildung des Hutes im Dunkeln möglich wäre, konnte nicht festgestellt werden, da bei dem Versuch die Temperatur (16 bis 23° im Juli) nicht hoch und konstant genug war. Das Schwanken der Temperatur verursachte ebenso wie das Überleiten des Luftstromes wechselnde Transpirationsdifferenzen, die auf die jungen, sehr empfindlichen Fruchtkörper ungünstig einwirkten.

Einmal bildeten sich bei 35° Fruchtkörper vollständig im Dunkeln aus. Hierbei hatte ich die jungen Fruchtkörper beim

Größen von Fruchtkörpern von *Coprinus narcoticus* gemessen bei verschiedenen Temperaturen und in verschiedenfarbigem Licht.

Verschiedenes Licht	Temperatur	Datum	Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Stiellänge / Hutradius
Im Dunkeln (beim Zeichnen kurze Zeit belichtet)	35° C	20. 2 18 22. 2. 18	15,0 cm 9,0 "	0.15–0,2 0,10–0,15	1,0 cm 0,5 "	15 18
Im Dunkeln (vorher etwa 20 Minuten belichtet)	20° C	20. 5. 18 29. 5. 18	10,5 cm 10,2 "	0,15–0,25 0,1 –0,5	1,3 cm 0,9 "	8,1 11,3
Schwächeres diffuses Sonnenlicht	Zimmertemperatur	17. 3. 18 10. 4. 18	4,0 cm 8,0 "	0,1 –0,3 0,08–0,2	0,55 cm 0,60 "	7,3 13,3
Stärkeres diffuses Sonnenlicht	Zimmertemperatur " " + 24° + 18° ~~ 20° ~ 19° — 20° — 30° —	27. 3. 18 4. 7. 18 8. 7. 18 28 4. 18 25 7. 18 —. 6. 18 14. 6. 18 1. 6. 18	4,8 cm 5,2 " 5,0 " 5,0 " 3,1 " 4,5 " 7,5 " 4,5 "	0,1 –0,4 — — — — 0,2 –0,4 0,2 –0,5 —	0,9 cm 1,6 " 1,0 " 1,0 " 0,5 " 1,1 " 1.5 " 0,85 "	5,3 3,2 + 5,0 + 5,0 6,2 4,1 — 5,0 -- 5,6 —
	+ 35° + 	8. 7. 18 5. 7. 18 26. 7. 18	5,2 cm 7,4 " 5,0 "	0,1 –0,3 0,2 —	0,7 cm 0,9 " 0,65 "	7,4 + 8 2 + 7,7
Blaues Miethefilter durchlässig für 520—400 λ (Sonnenlicht)	35 — 36	31 7. 18 26. 7 18	9,0 cm 8,8 "	— —	1,05 cm 0,85 "	8.6 10,3
Rotes Miethefilter durchlässig für Rot bis λ 660 (Sonnenlicht)	35°	24. 7. 18	10,5 cm	—	0,9 cm	11,7

Abzeichnen dem Licht aussetzen müssen, und ich glaube, daß sie dabei Licht genug aufgenommen hatten, um ihre Hüte auch im Dunkeln zu entwickeln. Ein anderes Mal bildeten sich bei 20° im Dunkeln zwei Fruchtkörper fertig aus. Hier hatte ich, um einen vergeilten Fruchtkörper abzubilden, die Kultur etwa 20 Minuten am Licht stehen, so daß es auch in diesem Fall mehr eine nachträgliche Entwickelung im Dunkeln war.

Der abgebildete, vergeilte Fruchtkörper (siehe Tafel VI, Figur 11) zeigt einerseits ausgezeichnet die Wirkung der Dunkelheit auf die Form des Pilzes, andererseits bemerkt man bei näherem Zusehen unter dem rudimentären Hut neue Fruchtkörperanlagen am Stiel. *Cop. narc.* besitzt also auch die Fähigkeit der Regeneration.

In allen anderen Versuchen, in denen die Kulturen streng im Dunkeln gehalten wurden, entwickelten die vergeilenden Fruchtkörper keine Hüte. Erst bei der Einwirkung von Licht kam es zur Hutausbildung. Hierfür scheint das Licht der ausschlaggebende Faktor zu sein. Eine Korrelation zwischen der Ausbildung des Hutes und des Stieles zeigte sich darin, daß bei den im Dunkeln und schwachen Licht entwickelten Fruchtkörpern das Verhältnis des Hutradius zur Stiellänge bedeutend größer war als an Fruchtkörpern, die in stärkerem Licht wuchsen. Es ist dies aus der Tabelle mit den verschiedenen Fruchtkörpergrößen deutlich ersichtlich. Der Unterschied war hier viel auffallender als bei *Bolbitius fragilis*. *Cop. narcoticus* scheint besonders empfindlich gegen äußere Einflüsse zu sein.

d) Verschiedenfarbiges Licht.

Bei der Untersuchung der Wirkung verschiedenfarbigen Lichtes ergab sich, daß ebenso wie im blauen, auch im roten Licht die Fruchtkörper vollkommen ausgebildet wurden. In der Tabelle habe ich die in diesem Versuch gemessenen Fruchtkörper mit einer Wellenlinie bezeichnet.

Im Vergleich zum weißen, diffusen Tageslicht waren im roten und blauen Licht die Fruchtkörper stärker vergeilt. Daß im blauen Licht das Verhältnis: $\frac{\text{Stiellänge}}{\text{Hutradius}}$ kleiner als im roten Licht war, ist verständlich durch die geringere Transpiration im roten Licht; daß es aber größer als im weißen Licht war, liegt sicher daran, daß das blaue Miethefilter sehr wenig Lichtenergie durchließ, und daß, wie aus der Tabelle ersichtlich, eine Schwächung der Intensität sofort eine Vergrößerung des angegebenen Verhältnisses herbeiführte.

e) Einfluß der Temperatur.

Wenn wir die mit der Wellenlinie bezeichneten Fruchtkörper in stärkerem diffusen Licht allein betrachten, so war mit der Zunahme der Temperatur von 18°, 20—35° eine Vergrößerung des Verhältnisses der Stiellänge zum Hutradius festzustellen.

Dieselbe Zunahme der Vergrößerung fand sich bei den mit dem Kreuz + und dem langen Strich — bezeichneten Fruchtkörpern, die zwei anderen Versuchsreihen entstammten. In der letzteren der beiden Versuchsreihen wurden Kulturen bei mittlerer Zimmertemperatur von 19⁰ und in den Thermostaten bei 20⁰ und bei 30⁰ im Dunkeln und im Licht beobachtet. Dabei trat die Bildung der Fruchtkörperanlagen um so früher ein, je höher die Temperatur war. *Coprinus narcoticus* verhält sich hierin wie die anderen Coprinus-Arten.

Besonders auffällig ist hier, daß die Fruchtkörperausbildung im Dunkeln früher als im Licht einsetzte. Es war dies nicht nur bei 19⁰, 20⁰ und 30⁰ der Fall, sondern auch in einem anderen Vergleichspaar von Kulturen bei 35⁰. Es mag diese Erscheinung darauf hindeuten, daß das gegen Feuchtigkeitsunterschiede besonders empfindliche Myzel von *Coprinus narcoticus* im Dunkeln schneller als im Licht wachsen und dadurch eher das Substrat erschöpfen kann.

Außerdem wurden im Dunkeln weniger Anlagen gebildet, so daß den einzelnen Anlagen mehr Nährstoffe zur Verfügung standen.

Die bei den verschiedenen Temperaturen im Dunkeln entwickelten Fruchtkörper vergeilten sämtlich ohne Hutausbildung.

Durch höhere Temperatur ließ sich bei *Coprinus narcoticus* nicht, wie bei *Coprinus stercorarius*[1]), die Wirkung des Lichtes auf die Hutausbildung ersetzen. Wenn Myzel aus einer fruchtreifen Kultur auf eine neue übergeimpft wurde, so konnten sich bei dem raschen Wachstum der Hyphen bei 35⁰ schon sehr bald Fruchtkörperanlagen bilden, einmal sogar schon nach 3 Tagen. In der Regel dauerte es aber länger. Besonders bei tieferen Temperaturen verstrich viel längere Zeit, bis eine Fruchtkörperbildung eintrat. Eine Kultur stand z. B. während des März und April bei einer Temperatur von ca. 10—15⁰ im Dunkeln. Das Myzelium entwickelte sich bei dieser Temperatur noch recht gut, Fruchtkörper wurden aber keine angelegt. Erst als ich die Kultur in den Thermostaten von 20⁰ brachte, trat nach einigen Tagen Fruchtkörperentwickelung im Dunkeln ein. Temperaturerhöhung war hier die Veranlassung zur Fruchtbildung. Bei 18⁰ konnten im Licht sich noch Fruchtkörper entwickeln. Das Minimum für die Fruchtkörperbildung wird kaum viel tiefer liegen. *Coprinus narcoticus* ist ausgesprochen wärmeliebend, denn bei niederen Temperaturen erschienen die Fruchtkörper eigentlich nur einzeln, und in größeren zeitlichen Abständen hintereinander als z. B. bei *Coprinus lagopus*.

Bei 35—37⁰ entwickelten sich noch sehr schöne kräftige Fruchtkörper von *Coprinus narcoticus*. Auf höhere Temperatur konnte ich den Thermostaten leider nicht bringen. Wenn ich auch daher nicht das Maximum für die Fruchtbildung feststellen konnte, so ist es doch an sich sehr merkwürdig, daß Fruchtkörper bei so hoher Temperatur entstehen können. Andere *Coprini*, z. B. *Cop. lag.* bilden bei dieser Temperatur keine Fruchtkörper mehr.

---

[1]) Brefeld, 1877; Gräntz, 1898.

Coprinus lagopus.

Vergleich zweier physiologisch verschiedener Rassen.

Zur physiologischen Untersuchung dieses Pilzes standen mir zwei, im botanischen Institut vorhandene Myzelkulturen zur Verfügung, deren Fruchtkörper einander außerordentlich ähnlich waren. Das Aussehen der Fruchtkörper stimmte genau mit der für *Coprinus lagopus* gegebenen Beschreibung von Ricken,[1]) Rabenhorst und anderen überein. Ich führe die Beschreibung von Ricken an und lasse die Größenangabe der von mir untersuchten *Coprinus lagopus*-Fruchtkörper folgen.

191. Coprinus lagopus (Fr. 1838) **Hasenpfote.**

Hut: weißlich, unter der weißflockigen Bekleidung bald schwärzlich, zylindrisch-walzenförmig 1,5/2—3, dann unter Spalten der Lamellen aufschirmend, 3—4, graublaß, strahlig gefaltet, mit verschwindender Bekleidung, schl. vertieft und zurückgerollt, häutig-durchsichtig.

Stiel: weiß, bis zur Spitze mit langen Haaren auffallend bekleidet, erst kurz, schl. kegelig verlängert, 5—10/2—8, röhrig, gebrechlich.

Lamellen: schwarz, linear, frei, schl. vom Stiel abstehend, bald zerfließend. Auf Schuttplätzen gedrungener, im Walde schlanker 7—10. Nicht selten.

Sporen: schwarz, undurchsichtig, mandelförmig elliptisch 12—13/6—7 μ.

Größen der von mir untersuchten Stämme von *Coprinus lagopus*.

	Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Lamellen	Sporen in μ
Coprinus lagopus Stamm Nr. I.	9—15 cm	0,10—0,35 cm	0,8—1,2 cm	ca. 0,1 cm	dunkelbraun bis schwarz 12,7 — 14 9 μ lang 6,8 — 8,2 μ breit
Coprinus lagopus Stamm Nr. II.	8—15,3 cm	ca. 0,2 cm	0,9—2,5 cm	ca. 0,1 cm	13,1 — 17,7 μ lang 6,9 — 8,4 μ breit

Nach Brefeld (1877, Heft III) wird die Entwickelung der Fruchtkörper von *Coprinus lagopus* im Dunkeln um mehrere Tage verzögert, auch die Stiele werden länger, bevor ihre eigentliche Streckung mit der Sporenreife im Hut beginnt, aber — und das ist das Wesentliche — die Hutbildung unterbleibt nicht im Finstern. Während der Stamm II von *Coprinus lagopus* sich ähnlich verhielt, wie es Brefeld angibt, zeigte der erste Stamm hinsichtlich der Sporenreife im Dunkeln ein davon abweichendes Verhalten. Bei Zimmertemperatur unter 20° bildete nämlich der Stamm Nr. I im Gegensatz zu Stamm Nr. II im Dunkeln einen bedeutend geringeren Prozentsatz der angelegten Fruchtkörper zu

[1]) A. Ricken, Die Blätterpilze Deutschlands usw. Lief. II. S. 59.

völliger Reife aus. Da die Fruchtkörper bei beiden Stämmen im Äußeren gut übereinstimmten, handelte es sich hier um zwei, physiologisch sich verschieden verhaltende Rassen der gleichen Art, wie sie von E. M. Wakefield[1]) bei *Schizophyllum commune* Fries und *Stereum purpureum* Pers., von Klebahn[2]) und von R. Falck[3]) bei anderen Pilzen beobachtet wurden. Aus dem physiologischen Verhalten des Stammes I ist zu schließen, daß *Coprinus lag.* in Bezug auf die Bildung reifer Fruchtkörper nicht durchweg unabhängig vom Licht ist. Ordnen wir die Coprinus-Arten nach ihrem Verhalten zum Licht, so haben wir *Coprinus lag.* nur bedingt zur Gruppe der Pilze zu rechnen, deren Fruchtkörperentwickelung ohne Einfluß von Licht vollständig verlaufen kann. Um die beiden *Coprinus lagopus*-Stämme genauer vergleichen zu können, wurde einerseits ihr Verhalten gegen Licht, Dunkelheit und verschiedene Strahlenarten, andererseits das Verhalten gegen verschiedene Temperaturgrade untersucht.

I. Verhalten der beiden Stämme von Coprinus lagopus gegen Licht, Dunkelheit und verschiedene Strahlenarten.

A. Coprinus lagopus I.

Bei den im Dunkeln heranwachsenden Fruchtkörpern wurde das Hymenium an den Hüten fast immer angelegt. Seine Differenzierung konnte aber mehr oder weniger weitgehend sein. Ein großer Teil der Fruchtkörper vergeilte im Dunkeln ohne Ausbildung reifer Hüte. Bei Temperaturen unter 20° gelangten, wie schon erwähnt, nur sehr wenige Fruchtkörper zu vollständiger Entwickelung. Andere Fruchtkörper bildeten an einem Teil des Hutes reife Sporen aus, und dann hauptsächlich an dessen unterem Rand. Manchmal kam es auch vor, daß in der Mitte und am Rand Sporen sich dunkel färbten, während die dazwischen liegende Zone weiß, also steril, blieb, oder es blieb die eine Seite des Hutes weiß. Solche Fruchtkörper hatten ein sonderbares Aussehen; denn nur an den dunkelgefärbten Stellen trat Verflüssigung des Hutes ein. Auch die Streckung des Stiels war bei diesen Fruchtkörpern meist unvollständig. Die im Dunkeln gebildeten Sporen waren im Gegensatz zu denen im Licht von unregelmäßiger Größe.

Interessant schien es, ob bei *Coprinus lagopus* die im Dunkeln sich entwickelnden, vergeilenden Fruchtkörper bei Lichtzutritt noch reife Hüte bilden können, eine Frage, die von Brefeld (III, p. 283), Gräntz (1898, p. 49—52) und Lakon (1907, p. 161) schon untersucht worden ist.

---

[1]) E. M. Wakefield, Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft. Jahrgang 7. 1909. Heft 11.

[2]) Klebahn, Aus Vorträge aus dem gesamten Gebiet der Botanik. 1914. Heft 1.

[3]) R. Falck, Mycol. Unters. und Berichte. 1913. Heft I. S. 54.

Kleinere Fruchtkörper verwelkten bald bei Lichtzutritt, sie vertrugen also den plötzlichen Wechsel von Dunkelheit und Licht nicht. Von 3 größeren, kräftig heranwachsenden Fruchtkörpern, die im Dunkeln steril geblieben wären, wurde bei Zutreten von Licht der eine nicht weiter ausgebildet; an den beiden anderen Exemplaren färbten sich die Hüte an ihrem unteren Rand von reifen Sporen dunkel und sie breiteten sich auch aus. Die Stiele streckten sich nur unvollkommen. Nachträgliche Beleuchtung konnte also keine völlige Reife des Hutes mehr bewirken.

Abbildung siehe Tafel VII Figur 12.

Größe eines solchen Fruchtkörpers.

Stiellänge	7,0 cm
Stielbreite	0,3—0,5 cm
Hutradius	1,0 cm

Umgekehrt wurde beim Übergang von Licht zu Dunkelheit die Entwickelung kleiner, am Licht angelegter Fruchtkörper im Dunkeln gehemmt. Größere Fruchtkörper konnten auch im Dunkeln fertig ausgebildet werden, nur wurde die zur Entwickelung nötige Zeit verlängert. In einem Fall betrug diese sogar 9 Tage, während die Ausbildung sonst im Licht 2—4 Tage beanspruchte. Die im Dunkeln und roten Licht wachsenden Fruchtkörper zeichneten sich besonders durch die sehr starke Behaarung ihres Stieles aus. Der Grund zu dieser Erscheinung liegt hauptsächlich darin, daß durch den im Dunkeln und roten Licht höheren Feuchtigkeitsgehalt der Luft die Transpiration geringer wird und der Pilz durch Vergrößerung seiner Oberfläche die Transpiration auf die ihm zusagende Höhe zu bringen sucht. Abbildung siehe Tafel VII Figur 13.

Auf alten Fruchtkörperstielen konnten sich später neue Anlagen entwickeln. Die Regenerationsfähigkeit des alten Gewebes zeigte sich jedoch nicht so stark ausgeprägt wie z. B. bei dem von Weir gerade daraufhin untersuchten *Coprinus fimetarius* var. *macrorrhiza*[1]). Da die Fruchtkörperbildung im Dunkeln meist unvollständig verlief, wurde untersucht, ob geringe Lichtstärken schon einen merkbaren Einfluß auf diese hätten. Es wurde daher folgender Versuch gemacht.

Einfluß geringer Lichtstärken auf die Fruchtkörperentwickelung von *Coprinus lagopus I.*

Zwei Kulturen auf Pferdemist, angesetzt am 27. 11. 1917 bis 11. 12. im dunklen Thermostaten von ca. 28° C, am 11. 12. in 200 cm Entfernung von einer Wolframlampe mit 6,35 M K gestellt. Temperatur 10.—19. 12.: 14—16,1° C. Heizplatte eingeschaltet am 20. 12., dann Temperatur 19,9° C.

---

[1]) Weir, Flora. CIII. 1911. S. 319.

I. Kultur mit Anlagen	II. Kultur mit Anlagen
Direktes Wolframlicht in 2 m Entfernung Beleuchtung 1,58 MK	Hinter zwei Rauchgläsern von 0,14 und 0,46% Energiedurchlässigkeit, daher Beleuchtung in 2 m Entfernung 0,097 MK.

	I. Kultur	II. Kultur
11. 12.	Beginn des Versuchs	Beginn des Versuchs
13. 12.	Fruchtkörper bilden sich aus	Zahlreiche Anlagen
14. 12.	↓	Fruchtkörperentwicklung
		↓
20. 12.	3 Fruchtkörper fertig ausgebildet	3 Fruchtkörper fertig ausgebildet

1,58 MK	Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Entwicklung in Tagen
[1])	20 cm	0,28 cm	2,25 cm	7 Tage
[2])	18 „	0,25 „	2,0 „	7 „
[3])	17,5 „	0,30 „	1,5 „	7 „

$$\frac{\text{Stiellänge}}{\text{Hutradius}} = 9{,}8$$

0,0097 MK	Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Entwicklung in Tagen
[1])	20 cm	0,18 cm	1,1 cm	$6^1/_2$ Tage
[2])	15 „	—	2,0 „	$6^1/_2$ „
[3])	22 „	—	2,5 „	$6^1/_2$ „

$$\frac{\text{Stiellänge}}{\text{Hutradius}} = \begin{cases} 18{,}0 \text{ beim 1. Fruchtkörper} \\ 7{,}5 \quad „ \quad 2. \quad „ \\ 8{,}8 \quad „ \quad 3. \quad „ \end{cases}$$

In einer III Kultur, die gleichfalls hinter die beiden Rauchgläser gestellt wurde, bildeten sich folgende Fruchtkörper:

0,0097 MK	Stiellänge	Hutradius	Stiellänge / Hutradius
17. 12.	10.5 cm	1.2 cm	8,75
18. 12.	4 0 „	0.65 „ $^3/_4$ des Hutes mit Sporen	6,15
21. 12.	3,4 „	0,9 cm	nicht normal

Der erste Fruchtkörper der dritten Kultur stimmte, trotzdem diese Kultur nicht so feucht gehalten war, in seinen Verhältnissen mit dem zweiten und dritten Fruchtkörper der zweiten Kultur und mit denen der ersten Kultur überein; nur der erste Fruchtkörper der zweiten Kultur zeigte sehr starke Vergeilung des Stieles. Die Fruchtkörper, die in den beiden ersten Kulturen entwickelt wurden, gehörten mit zu den größten, von mir an *Coprinus lagopus* beobachteten Formen. Man sieht an diesem Versuch einerseits, wie in normal feuchten Kulturen bei dem so sehr schwachen Licht das Wachstum der Fruchtkörper infolge der geringeren Transpiration mächtig gefördert wird, und andererseits daß dieses geringe Licht ausreicht, um die Fruchtkörper zu völliger Reife zu bringen. Daß in der dritten Kultur nicht alle Fruchtkörper fertig entwickelt wurden, hängt mit deren größerer Trockenheit zusammen. Auffallend ist die lange Ausbildungszeit von $6^1/_2$ bis 7 Tagen; diese wird auch im Zusammenhang mit der niederen Temperatur stehen. Da die Entwickelungszeit in beiden Kulturen fast die gleiche ist, so hat demnach eine um $1^1/_2$ MK stärkere Beleuchtung noch keinen merkbaren Einfluß auf diese. (Durch das Einschalten der Heizplatte war das Verhältnis vielleicht auch etwas zugunsten der hinter den Rauchgläsern stehenden Kultur verschoben, da höhere Temperatur die Entwickelung fördert.)

Die Ausbildung selbst begann bei der geringer belichteten Kultur einen Tag später.

Zum Vergleich des Verhaltens von *Coprinus lagopus I* gegen Dunkelheit, weißes, rotes und blaues Licht wurde folgender Versuch unternommen.

Vier Kulturen von *Copr. lagopus I* wurden am 27. 6. 17 auf Pferdemist angesetzt und den genannten Bedingungen unterworfen.

I. Kultur	II. Kultur	III. Kultur	IV. Kultur
Weißes Licht	**Dunkelheit**	**Rotes Glashäuschen** Energiedurchlässigkeit = 47,2%. Durchlässig für Strahlen von Infrarot bis λ 610	**Blaues Glashäuschen** Energiedurchlässigkeit = 7,7% in der Sonne. Durchlässig für alle Strahlen bis auf Rot von Infrarot bis λ 610
Normale Entwicklung von Fruchtkörpern. Fruchtkörper schon früher ausgebildet als in den anderen Kulturen. Auf den alten Stielen später neue Anlagen.	Zuerst ein normal ausgebildeter Fruchtkörper, dann kleinere Fruchtkörper nicht entwickelt, verwelkend; 3; 1, 3, 1,3 cm groß, darauf 2 neue Fruchtkörper, der kleinere 0,7 cm groß, nicht ausgebildet, der größere kräftig entwickelt, aber Hut nicht normal. In der Mitte und am Rand reife Sporen, dazwischen liegende Zone steril. Ausbildungszeit 3 Tage	Erster Fruchtkörper kräftig, in ca. 4 Tagen entwickelt. Hut nicht normal, nur am untersten Rand wenig reife Sporen. 1,8 cm = Radius. Stiel 9,0 cm lang, 0,4 „ breit, gedrungen, schlaff liegend; später neue Anlagen auf ihm. Zweiter Fruchtkörper Hut nicht normal. Im Zentrum keine reifen Sporen.	2 Fruchtkörper mit reifen Sporen entwickelt.

II. Kultur:

Stiellänge	Stielbreite	Hutradius
15,2 cm	2 cm	1,1 cm

IV. Kultur:

	Stiellänge	Stielbreite
1)	11 cm	0,3 cm
2)	13 „	0,15—0,3 cm

Im blauen Glashäuschen wurden wie im weißen Licht reife Fruchtkörper ausgebildet, während im roten Glashäuschen, trotzdem dieses mehr Energie als das blaue durchließ, ebenso wie im Dunkeln die volle Entwickelung der Fortpflanzungsorgane beeinträchtigt wurde. Im Dunkeln wurden die Fruchtkörperstiele länger als im blauen und roten Licht. Auffallenderweise waren die Stiele der Fruchtkörper bei blauem Licht länger als im roten. Dies wird damit zusammenhängen, daß im blauen Licht die Hüte ganz reif wurden und infolgedessen die Streckung des Stieles eine vollständige war; dagegen wurden an den Hüten im roten Licht fast keine oder bis zwei Drittel der Sporen dunkel gefärbt. Wenn man nun annimmt, daß eine bestimmte, gegenseitige Beeinflussung zwischen der Entwickelung der einzelnen Teile eines Fruchtkörpers besteht, so wird erklärlich, daß Fruchtkörper mit nicht ganz reifen Hüten sich auch nicht vollständig strecken können. Ist die Anlage des Hutes an einem Fruchtkörper nur angedeutet, so verbraucht er die ihm zur Verfügung stehende Nähr-

stoffmenge zu einem gesteigerten Wachstum des Stieles, dann vergeilt der Fruchtkörper. Bei Fruchtkörpern mit normal reifen Hüten kann die Streckung des Stieles beeinflußt werden durch den Feuchtigkeitsgehalt der Kultur oder die gleichzeitige Entwickelung anderer Fruchtkörper, wie dies aus dem Vergleich der beiden Kulturen hinter den Rauchgläsern zu ersehen ist.

Zur besseren Übersicht über den Einfluß von Dunkelheit und verschiedenem Licht auf die Fruchtkörperbildung von *Coprinus lagopus I* habe ich die gemessenen Fruchtkörper in einer Tabelle zusammengestellt.

Coprinus lagopus I.

	Datum	Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Stiellänge / Hutradius	Entwicklun[g] in Tagen
Diffuses Sonnenlicht		13,5 cm	0,15—0,35 cm	0,9 cm	15,0 } Mittel 14	—
		13,5 „	0,10—0,26 „	0,8 „	16,9	—
	19. 6. 17	14,6 „	0,10—0,35 „	1,2 „	12,1	2 Tage
	23. 6. 17	9,3 „	—	0,8 „	11,6	4—5 Tage
Dunkelheit	7. 7. 17	15,2 cm	0,2 cm	1,1 cm ²/₃ des Hutes mit reifen Sporen	13,6	ca. 3 Tag[e]
	16. 6. 17	12,3 „	0,25 „	—	—	ca. 9 Tag[e] Im Licht angele[gt] im Dunkeln en[t]wickelt
	25. 6. 17	7,2 „	0,25—0,45 cm	1,5 cm } wenig reife Sporen	4,8	} 2—3 Tag[e]
	25. 6. 17	10,0 „	0,20—0,30 „	1,3 „	7,7	
	25 6. 17	10,0 „	0,15—0,25 „	1,1 „	9,1	
bei 20°	15. 5. 18	24.3 „	—	—	—	—
	11. 7. 18	22.0 „	—	ca. 2,0 cm reif	11,0 } 13,4	—
	11. 7. 18	19,8 „	—	„ 1,25 „ „	15,8	—
Rotes Glashäuschen. Rot von Infrarot bis λ 610		9,0 cm	0,4 cm	1,8 cm fast unreif	5,0	ca. 4 Tage
Blaues Glashäuschen, alle Strahlen außer Rot von Infrarot bis λ 610	7. 17	11.0 cm	bis 0,3 cm	—	—	—
	7. 17	13,0 „	0,15—0,3 cm	—	—	—
Kupferoxydammoniakglocke. 6,9% Energiedurchlässigkeit. Grün, Blau, Violett von λ 520		7 cm	0,2 cm	—	—	ca. 1½ Tag[e]
		7 „	—	1,0 cm reif	7	ca. 1½ bis 2 Tage
Wolframlicht 1,58 MK.	20. 12. 17	20 cm	0,28 cm	2.25 cm	8,9	ca. 7 Tage
	20 12. 17	18 „	0,25 „	2,00 „	9,0	ca. 7 Tage
	20. 12. 17	17,5 „	0,30 „	1,50 „	11,7	ca. 7 Tage
Wolframlicht 0,0097 MK.- = rund ¹/₁₀₀ MK.	20. 12. 17	20 cm	0,18 cm	1,1 cm	18,0	6½ Tage
	20. 12. 17	15 „	—	2,0 „	7,5	6½ Tage
	20. 12. 17	22 „	—	2,5 „	8,8	6½ Tage
	17. 12. 17	10,5 „	—	1,2 „	8,75	—
	18. 12. 17	4,0 „	—	0,65 „ ¾ des Hutes reif	6,15	—
	21. 12. 17	3,4 „	—	0,9 cm nicht normal	4,0	—

Was das Auftreten der Fruchtkörperanlagen auf dem herangewachsenen Myzel betrifft, so begann dieses im Sommer bei Zimmertemperatur auf Pferdemist nach 7—12 Tagen.

Die Ausbildung der Fruchtkörper beanspruchte im diffusen Sonnenlicht im Juni 2—5 Tage; unter der Kupferoxydammoniakglocke war trotz der geringen Energiedurchlässigkeit (6,9 %) die hierzu nötige Zeit kürzer, $1^1/_2$—2 Tage, entsprechend der wachstumshemmenden und die Fortpflanzung begünstigenden Wirkung der blauen Strahlen. Dagegen wurde bei schwachem Wolframlicht, welches reicher an roten Strahlen ist wie das Sonnenlicht, die Entwickelungszeit auf $6^1/_2$—7 Tage verlängert, im Dunkeln konnte sie noch länger sein.

Während in diffusem Sonnenlicht das Verhältnis zwischen Stiellänge und Hutradius etwa zwischen 12 und 17 schwankte, sank es im blauen Licht zugunsten der Hutausbildung auf etwa 7, da durch die erhöhte Transpiration dort die Fruchtkörper schneller heranreiften. Bei Fruchtkörpern mit reifen Hüten war das genannte Verhältnis im Dunkeln ungefähr gleich dem im Licht, dagegen war es bei Fruchtkörpern mit unfertigen Hüten meist kleiner. Schwierig ist nur die Erklärung bei den Kulturen, die dem Wolframlicht ausgesetzt waren. Da die Fruchtkörper normale Sporenbildung zeigten, wären ähnliche Verhältnisse wie im Licht zu erwarten gewesen. Im Vergleich zu den am Licht erzeugten Fruchtkörpern hatten die Fruchtkörper im Wolframlicht, obwohl sie an sich größer waren, relativ jedoch kürzere Stiele und größere Hüte. Das Wolframlicht ist, wie schon erwähnt, reicher als das Sonnenlicht an roten Strahlen, durch das Rauchglas wird deren Intensität durch stärkere Zerstreuung der blauen Strahlen noch erhöht. Die geringe Menge der blauen Strahlen genügte jedoch dazu, daß die ganzen Hüte reife Sporen bildeten; denn die blauen Strahlen sind energiereicher als die roten Strahlen, und dadurch konnten auch die wenigen blauen Strahlen ihre fortpflanzungsfördernde Wirkung ausüben. Nur war die Zeit, bis die Wirkung sich zeigte, länger, und in dieser war durch die überwiegenden, roten Strahlen das Wachstum der Fruchtkörper außerordentlich gesteigert worden, so daß für die letzte Streckung des Stieles nicht genug Nährstoffe mehr übrigblieben; denn nach der Bildung der großen Fruchtkörper waren die Kulturen gänzlich erschöpft. Die letzte Streckung des Stieles ist mit stärkerer Transpiration verbunden. Auch diese kann durch die roten Strahlen gehemmt worden sein.

Es wurde nun auch ein Versuch gemacht, ob eine Änderung der Transpiration im Dunkeln einen Einfluß auf die Hutausbildung hätte.

Versuch vom 20. 6.—11. 7. 18; Temperatur 17—20° C.

Über eine ältere Kultur von *Copr. lagopus I* wurde ein Luftstrom im Dunkeln geleitet. Nach 11 Tagen entwickelte sich in dieser Kultur ein reifer Fruchtkörper, während in einer zweiten

Kontrollkultur mit ungeänderter Feuchtigkeit erst nach drei Wochen ein Fruchtkörper fertig ausgebildet wurde. In dieser Zeit wurden in der ersten Kultur nochmals zwei reife Fruchtkörper entwickelt. Als Ergebnis des Versuches wäre also zu betrachten, daß einerseits bei Änderung der Transpiration die Fruchtbildung beschleunigt wird und andererseits mehr reife Fruchtkörper gebildet werden.

Ein ähnliches Verhalten zeigte eine weitere Kultur beim Überleiten von Luft im Dunkeln. Nach 5 Tagen hatten sich 5 reife Fruchtkörper in der Dunkelkultur gebildet, während die Kontrollkultur nur vergeilte Fruchtkörper lieferte.

Da *Cop. lagopus* überhaupt die Fähigkeit besitzt, im Dunkeln reife Hüte auszubilden, scheint eine geringe Änderung der Transpiration zu genügen, um den Prozentsatz der reifenden Fruchtkörper im Dunkeln zu erhöhen.

Fruchtkörper	Datum	Stiellänge	Hutradius	Stiellänge / Hutradius	
I. Versuch	11 7. 18	22 cm	2,0 cm	11,0	Mittel 15
		19,8 ,,	1,25 ,,	15,8	
II. Versuch	24. 7. 18	11,0 cm	0,7 cm	15,7	
		9,3 ,,	0.55 ,,	16,9	
		15,5 ,,	1,2 ,,	12,9	
		12,0 ,,	0,7 ,,	17,0	

Auch in diesen beiden Versuchen war das Verhältnis der einzelnen Fruchtkörperteile zu einander (15) etwa das gleiche (14) wie im diffusen Licht.

Ein geringer Feuchtigkeitsgehalt des Substrates verursachte mitunter vom normalen Typus sehr abweichende Formen von *Cop. lag.* Abbildungen siehe Tafel VII Figur 14 a_1—c_2.

1. Im blauen Licht, bei geringer Feuchtigkeit.

Eine im Licht auf Ziegenmist gezogene Kultur von *Cop. lag.* (Figur 14 a_1) wurde nach drei Wochen, als mehrere junge Fruchtkörper sich gerade zugleich entwickeln wollten, unter die blaue Kupferoxydammoniakglocke gesetzt. Während sich sonst die Fruchtkörper in 2—5 Tagen fertig entwickelten, zeigten diese Fruchtkörper nach 14 Tagen das abgebildete Aussehen. Die Stiele waren kurz; die Hüte blieben steril und rollten sich am Rande wellig aus. Zum Vergleich dient die andere Abbildung (Figur 14 a_2), auf der normal sich entwickelnde junge Fruchtkörper zu sehen sind.

2. In einer anderen wenig feuchten Kultur auf Ziegenmist kamen im Licht nach 15 Tagen zwei Fruchtkörper zum Vorschein, deren Hüte nach drei weiteren Tagen teilweise reif wurden; die Stiele aber streckten sich nicht (Figur 14 b_1 und 14 b_2). Als ich später die Kultur anfeuchtete, kamen normale Fruchtkörper zur Entwickelung. Ziegenmist scheint kein geeignetes Substrat für *Copr. lagopus* zu sein.

3. Verhalten der Fruchtkörper auf wenig feuchtem Kuhmist im Dunkeln.

Auf einer Dunkelkultur (Figur 14 c_1) bildeten sich nur wenige angstvoll vergeilte Fruchtkörper mit steril bleibenden kleinen Hüten, wie sie vielfach im Dunkeln entstanden. Eine zweite Kultur (Figur 14 c_2) zeigte nach 39 Tagen die abgebildeten Fruchtkörperformen.

Nach zwei weiteren Tagen waren vier der mit × bezeichneten Anlagen zu vergeilten, schmächtigen Fruchtkörpern mit reifen Hüten herangewachsen.

B. Coprinus lagopus II.

Auch bei diesem Stamm habe ich wie bei dem ersten die Fruchtkörper, die sich in den Kulturen unter dem Einfluß von Dunkelheit und verschiedenartigem Licht entwickelten, gemessen und zu einer Tabelle zusammengestellt.

Tabelle mit Fruchtkörpern von *Coprinus lagopus II.*

Bedingungen	Datum	Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Stiellänge / Hutradius		Sporen in μ	Entwicklung in Tagen
Diffuses Sonnenlicht	18. 6. 17	8,5 cm	0,15 cm	0.45 cm	18.9	Mittel 12,9	—	—
	19. 6. 17	13,0 „	0,25—0,35 cm	1,20 „	10 8		—	1 Tag
	20 6. 17	5,7 „	0,25 cm	0,6 „	9,5		—	—
	21. 6. 17	13,5 „	0,2 —0,28 cm	1,2 „	11,2		—	2 Tage
	21 6. 17	12,6 „	0,2 - 0,3 „	1,1 „	11,5		—	2 Tage
	22. 6. 17	13,1 „	—	1,25 „	11,6		14,96/6,98	2½ Tage
	22. 6. 17	10,5 „	—	0,8 „	13,1		14,4 /6,98	2½ Tage
	22 6. 17	10,0 „	—	0,6 „	16,6		14,96/6,98	2½ Tage
Im Sonnenlicht angelegt, unter der **Kaliumbichromatglocke** entwickelt Rot, Orange, Gelb und Grün bis λ 530	27. 7. 17	19,1 cm	0,3 cm	1,5 cm	12,7	12,8		
	27. 7. 17	16,3 „	0,2 „	1,2 „	13,6			
	27. 7. 17	15,8 „	0,23 „	1,3 „	12,1			
Rotes Glashäuschen Rot von Infrarot bis λ 610	12. 7. 17 angelegt	22,5 cm		0,3 ? cm	längster Stiel			
Dunkelheit	18 6. 17	21,5 cm	0,2 —0,45 cm	1,2 cm	18,0			
	22. 6. 17	2,0 „	—	0,95 „	—			
	22. 6. ?	5,0 „	0,08—0,1 cm	0,4 „	12,0			
	6. 5. 18	21,0 „	—	1,0 „	21,0			

In Bezug auf das Auftreten und die Entwickelung von Fruchtkörpern im Licht zeigte *Coprinus lagopus II* ähnliches Verhalten wie der erste Stamm. Die Entwickelungszeit war im ganzen vielleicht etwas kürzer, was in Übereinstimmung mit seiner größeren Unabhängigkeit vom Licht stand. Die unter der Kaliumbichromat-

glocke entwickelten Fruchtkörper wurden infolge der überwiegenden gelbroten Strahlen viel kräftiger und stärker ausgebildet als die im weißen Licht. Es trat dort keine Vergeilung ein. Noch mehr gefördert wurde das Wachstum im roten Licht, in dem der größte Fruchtkörper von *Copr. lagopus II* beobachtet wurde. Im roten Licht wurde das Auftreten der ersten Fruchtkörperanlagen auf Ziegenmist stark verzögert, und zwar erschienen sie erst nach drei Wochen, während im blauen Glashäuschen auf einer gleichalten Kultur reife Fruchtkörper schon ausgebildet waren, ehe sich im roten Licht überhaupt Anlagen zeigten.

Im Gegensatz zu *Cop. lagopus I* erfolgte bei Stamm II im Dunkeln in der Regel Ausbildung von Fruchtkörpern mit reifen Sporen. Die Verhältnisse der Teile der Fruchtkörper zueinander waren ähnliche wie im Licht, doch zeigte sich mehr Neigung zur Vergeilung. Dies stimmt gut überein mit den Beobachtungen Brefelds. *Coprinus lagopus II* wies ebenfalls im Dunkeln eine starke Behaarung der Fruchtkörperstiele auf (siehe Abbildung Tafel VII Figur 15).

II. Verhalten der beiden Stämme von Coprinus lagopus zur Temperatur.

Der Unterschied im Verhalten der beiden *Coprinus lagopus*-Rassen gegen Dunkelheit war besonders auffallend bei niedrigen Zimmertemperaturen von 15 und weniger Grad. In den beiden kühlen Monaten März und April 1918 standen zwei gleichzeitig angesetzte Mistkulturen von *Cop. lagopus I* und *II* in einem dunklen Schrank. Während Ende April aus den äußerst zahlreichen Anlagen sich bei Stamm I nur eine sehr geringe Anzahl zu vergeilten Fruchtkörpern mit unausgebildeten Hüten entwickelt hatte, war die Kultur von Stamm II ganz bedeckt mit überaus vielen vergeilten Fruchtkörpern, und ein großer Fruchtkörper hatte sogar an seinem Hut reife Sporen gebildet.

Im Gegensatz zu *Bolbitius fragilis* vermochte *Cop. lagopus* unter 15° C noch Fruchtkörper auszubilden. Die untere Temperaturgrenze für seine Fruchtkörperentwickelung lag also tiefer als die des erstgenannten Pilzes. Dies galt besonders für Stamm II von *Cop. lagopus*.

Als die Kulturen der beiden *Cop. lagopus*-Rassen in den Thermostaten von 20° gebracht wurden, bildeten sich in der Kultur von Stamm I jetzt zwei Fruchtkörper mit teilweisen reifen Hüten und einige Tage später auch ein vollständig reifer, vergeilter Fruchtkörper, dessen Stiel sich durch die besonders große Länge von 24,3 cm auszeichnete. In der Kultur des zweiten *Cop. lagopus* entwickelten sich zwei ebenfalls sehr große, stark vergeilte Fruchtkörper mit reifen Sporen (davon einer mit 21,0 cm Stiellänge und 1,0 cm Hutradius). Die beiden *Coprinus lagopus*-Stämme unterschieden sich also dadurch, daß bei zunehmender Temperatur *Cop. lagopus II* eher im Dunkeln reife Fruchtkörper bildete als *Cop. lagopus I*. Durch Steigerung der Temperatur im

Dunkeln ließ sich gewissermaßen die Wirkung des Lichtes auf die Reife des Hutes bei *Cop. lagopus* ersetzen. Hierbei wird ebenso wie in den Versuchen über Abnahme der Feuchtigkeit durch Überleiten eines Luftstromes die geänderte Transpiration ausschlaggebend sein.

Für *Coprinus lagopus I* wurde versucht, die obere Temperaturgrenze zu bestimmen, bei der Fruchtkörperbildung noch möglich war.

Dauer des Versuchs: 14. 1.—6. 2. 1918.

Zwei gleichaltrige Kulturen, die mit zahlreichen Anlagen bedeckt waren, wurden in den Thermostaten von 35° gebracht. Eine Kultur wurde hell gestellt, die andere dunkel gelassen. Nach vier Tagen fingen in der belichteten, nach neun Tagen in der verdunkelten Kultur größere und kleinere Fruchtkörper an, sich auszubilden. Nach ein paar Tagen des Wachstums welkten sie, neue Fruchtkörper wuchsen heran, auch sie gingen nach wenigen Tagen zugrunde. Die Fruchtkörper starben in dem Zustand ab, in welchem sonst die Reifung der Sporen einsetzte; es trat daher auch keinerlei Streckung des Stieles ein.

Aus diesem Verhalten sieht man, daß *Coprinus lagopus I* bei 35° keine reifen Fruchtkörper mehr bildete. Dagegen konnte *Coprinus narcoticus* bei dieser Temperatur Fruchtkörper bilden und zum Antreiben des Myzels von *Bolbitius fragilis* wurde häufig 35° gewählt. Nach 14 Tagen wurden die beiden Kulturen nunmehr 30° ausgesetzt. In der belichteten Kultur entwickelten sich jetzt aus neuen Anlagen zwei sehr kräftige Fruchtkörper.

	Stiellänge	Stielbreite	Hutradius	Stiellänge / Hutradius
6. 2. 18	8,5 cm	0,15 cm	0,6 cm	13,75
6. 2. 18	14,0 „	0,2 „	1,05 „	

Die Dunkelkultur vermochte keine Fruchtkörper zu entwickeln, da ihr Myzel bei dem Aufenthalt bei 35° durch die starke Transpiration und Atmung mehr als die andere Kultur gelitten hatte.

An Fruchtkörpern von *Coprinus lagopus I*, die im Juni bei Zimmertemperatur gewachsen waren, war das Verhältnis der Stiellänge zum Radius im Mittel 13,4. Bei Fruchtkörpern von 30° finden wir fast die gleiche Zahl. Geringe Beleuchtung im Winter, verbunden mit höherer Temperatur (30°) bewirkte dasselbe wie stärkere Beleuchtung im Sommer und niedrigere Temperatur (ca. 20° und weniger). Ende Juli 1918 wurde eine Kultur, in der sich bei Zimmertemperatur zwei kräftige Fruchtkörper bildeten, an dem Abend, an dem die Streckung der Fruchtkörper zu erwarten war, in den Thermostaten von ca. 37° gesetzt. Die Streckung der Stiele vollzog sich in der folgenden Nacht auch bei dieser hohen Temperatur. Bei weit fortgeschrittener Differenzierung der Fruchtkörper konnte also bei 37° doch die volle Entwickelung der Fruchtkörper stattfinden.

Andere Kulturen von diesem *Coprinus lagopus*, die gerade Fruchtkörper zu bilden begannen, wurden gleichfalls 37° ausgesetzt. Es wurde in diesem Fall dafür Sorge getragen, daß die Kulturen feuchter als diejenigen des vorherigen Versuches bei 35° waren. Die meisten kleinen Fruchtkörper wurden ebenfalls nicht weiter ausgebildet. Einige dagegen nahmen abnorme Formen an. Sie ähnelten den Fruchtkörpern, die sich am Licht auf Ziegenmist gebildet hatten und weiter vorne abgebildet sind. Die Stiele blieben kurz und die relativ großen Hüte öffneten sich nur halb. Normale Fruchtkörper wurden trotz größerer Feuchtigkeit auch bei 37° nicht entwickelt. Dies bestätigte, daß etwa bei 35° für *Cop. lagopus I* die Grenze der Fruchtbildung lag.

Für *Coprinus lagopus II* wurde der Einfluß einer Temperatur von 30° auf die Fruchtkörperbildung untersucht.

Versuch mit 2 Kulturen im Tageslicht.
31. 1.—21. 2. 18 im Thermostat von 30°.

Fünf Tage nach dem Impfen schon traten die ersten Anlagen auf. Nach 6 Tagen begann dann ihre weitere Ausbildung. An 11 Fruchtkörpern war im Durchschnitt die Länge der Stiele gleich 9,6 cm und der Radius der Hüte 0,75 cm. Das Verhältnis zwischen der Stiellänge und dem Hutradius betrug im Mittel 12,8. Im Juni bei 20° und weniger war es für *Coprinus lagopus II* fast dasselbe, nämlich 12,9. Für beide Stämme von *Coprinus lagopus* schien demnach eine Änderung der Temperatur keinen besonderen Einfluß auf das Verhältnis der einzelnen Teile der Fruchtkörper zu haben; dagegen konnte das Verhältnis beeinflußt werden durch die Wahl der einwirkenden Lichtstrahlen. Es zeigte sich eine Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes.

Die mittleren Verhältniszahlen der beiden Stämme unterscheiden sich voneinander. Obwohl die Fruchtkörper von *Coprinus lagopus I* und *II* äußerlich so gleich aussehen, scheint doch nach einer inneren Gesetzmäßigkeit ein bestimmtes Größenverhältnis der einzelnen Fruchtkörperteile für einen jeden der beiden Stämme zu bestehen.

VI. Zusammenfassung.

Außer vielen Ähnlichkeiten zeigten die untersuchten Pilze zum Teil recht wesentliche Unterschiede in ihrem Verhalten gegen von außen einwirkende Faktoren, wie Licht, Wärme, Feuchtigkeit und Nährstoffe. Jeder der Pilze besitzt seine optimalen Lebensbedingungen. Unter dem Gesichtspunkt, welche Umstände dann zur Fruchtkörperentwickelung führen, soll hier ein Vergleich der Pilze gezogen werden.

Licht und Transpiration scheinen die äußeren Faktoren zu sein, die ausschlaggebend für die Fruchtbildung sind.

Das Licht bewirkte bei *Bolbitius fragilis* die Fruchtkörperentwickelung; auch bei *Bol. titubans* war es zur Bildung der Fruchtkörper nötig. Bei Pilzen, die unabhängig vom Licht Fruchtkörper anlegen können, bei *Coprinus narcoticus* und für niedere Temperaturen bei *Coprinus lagopus*, war erst im Licht die Ausbildung der Hüte der Fruchtkörper möglich. Bei *Coprinus lagopus* beschleunigte das Licht die Fruchtkörperentwickelung.

Für alle untersuchten Arten war eine sehr geringe Lichtmenge ausreichend für die Fruchtbildung. Bei *Bolb. frag.* und *titubans* genügte noch eine Lichtstärke von $^1/_{10}$ M K. Zur Ausbildung der Fruchtkörper benötigte *Bolb. frag.* eine größere Lichtmenge als nur zu ihrer Anlage. Geringe Lichtstärken beförderten bei allen Pilzen das Gesamtwachstum der Fruchtkörper. In stärkerem Licht wurden kleinere Fruchtkörper entwickelt. Verschieden starkes Licht wirkte nicht nur auf das Gesamtwachstum, sondern es beeinflußte auch das Verhältnis der einzelnen Fruchtkörperteile zueinander. Im schwachen Licht und im Dunkeln wurde das Wachstum der Stiele mehr gefördert als das der Hüte. Der Grad der Beeinflussung des Verhältnisses des Hutradius zur Stiellänge durch starkes und schwaches Licht war bei jedem der behandelten Pilze ein anderer. *Bolb. titubans* zeigte das beständigste Verhältnis; mehr beeinflußbar war schon das Verhältnis bei *Bolb. frag.* Am empfindlichsten waren die Fruchtkörper von *Coprinus narcoticus.* Sie vergeilten am stärksten im schwachen Licht und im Dunkeln. Es muß die Korrelation zwischen Hut- und Stielausbildung mit der Sterilität im Dunkeln zusammenhängen. Dies galt auch besonders für *Coprinus lagopus,* bei dem die Beeinflussung der Stiellänge davon abhing, ob und wie weit der Hut ausgebildet wurde.

War die Entwickelung der Fruchtkörper am Licht hinreichend gefördert worden, so konnten die Fruchtkörper auch im Dunkeln fertig ausgebildet werden. Die Wirkung des Lichtes dauerte demnach im Dunkeln noch fort. Blaues Licht begünstigte stark die Bildung der Fortpflanzungsorgane, während rotes Licht diese verzögerte oder gar hemmte. Bei *Bolbitius frag.* trat im blauen Licht die Entwickelung von Fruchtkörpern nicht nur früher als im roten Licht ein, sondern es stieg auch die Möglichkeit, daß sich zahlreiche Fruchtkörper zu gleicher Zeit bilden konnten.

Die Ausbildung von Fruchtkörpern im roten Licht war bei *Bolb. frag.* von der Intensität des einwirkenden Lichtes abhängig. *Cop. narc.* bildete im roten Licht Fruchtkörper mit reifen Hüten, während bei *Cop. lagopus* die Reife des Hutes beeinträchtigt wurde.

Die Wirkung der roten Strahlen äußerte sich auch in einer Begünstigung des Stielwachstums vor dem des Hutes.

Eine Steigerung der Transpiration im Dunkeln durch Änderung der Luftfeuchtigkeit wirkte bei *Coprinus lagopus* und *narcoticus* beschleunigend auf die Fruchtkörperentwickelung. Während bei *Coprinus lagopus* der Prozentsatz an voll ausgebildeten Fruchtkörpern im Dunkeln stieg, wurde bei *Coprinus narcoticus* keine Reifung der Hüte auf diese Weise im Dunkeln erzielt. Ich glaube,

dies letztere ist damit in Zusammenhang zu bringen, daß hauptsächlich im Dunkeln bei der dort herrschenden, geringen Transpiration *Coprinus lagopus* und *narcoticus* um ihren Stiel einen dichten Haarpelz zur Vergrößerung ihrer Oberfläche und damit ihrer Transpiration zu bilden vermögen. *Coprinus narc.* zeigte diese Eigenschaft in bedeutend stärkerem Maße als der andere Pilz. Schwankungen im Feuchtigkeitsgehalt konnten daher auf *Coprinus narc.* leichter ungünstig einwirken, und dies war beim Überleiten eines Luftstroms über die Kultur nicht zu vermeiden.

Während bei *Bolbitius fragilis* durch Verringerung des Feuchtigkeitsgehaltes und infolgedessen durch Verstärkung der Transpiration im Dunkeln keine Fruchtkörperbildung sich hervorrufen ließ, wurde sie am Licht auf diese Weise sehr beschleunigt.

Im allgemeinen war für die Anlage der Fruchtkörper eine geringere Temperatur ausreichend als zu ihrer Ausbildung. Die Temperaturgrenzen für die Fruchtbildung waren für die untersuchten Pilze recht verschieden. Die untere Temperaturgrenze lag am tiefsten für *Bolbitius titubans*. Es folgten dann *Coprinus lagopus*, *Bolbitius fragilis* und zuletzt *Coprinus narcoticus* mit einer Grenze bei etwa 17—18° C.

Bei dem einen Stamm von *Coprinus lagopus*, der eine größere Abhängigkeit vom Licht als der andere besaß, konnten durch Steigerung der Temperatur mehr Fruchtkörper im Dunkeln zu völliger Reife gelangen.

Eine Temperaturerhöhung beschleunigte den Eintritt der Fruchtreife. Hatte die Fruchtkörperbildung bei einer bestimmten Temperatur nachgelassen, so konnte sie z. B. bei *Coprinus lagopus* und *Bolbitius frag.* durch höhere Temperatur wieder angeregt werden. Die obere Temperaturgrenze für die Fruchtkörperentwickelung lag am höchsten für *Cop. narc.*; bei 35—37° C bildete er noch Fruchtkörper. Im Vergleich zu den anderen Pilzen beanspruchte er im ganzen höhere Temperaturgrade, um sich günstig entwickeln zu können. *Coprinus lagopus* verlor bei etwa 30° C die Fähigkeit der Fruchtbildung. Eine Zunahme der Temperatur bewirkte bei *Bolb. frag.* und besonders bei *Copr. narc.* eine verhältnismäßige Verlängerung des Stieles; dagegen schien sie bei *Coprinus lagopus* keinen wesentlichen Einfluß auf das Verhältnis der einzelnen Fruchtkörperteile zueinander zu haben.

Die vorliegenden Versuche an den verschiedenen Pilzen zeigen, in wie überaus feiner Weise ihr Organismus auf die Einwirkung äußerer Faktoren zu reagieren vermag.

Die genaue Kenntnis von der Bedeutung der äußeren Bedingungen für das Leben und die Fortpflanzung der Pilze hat nicht nur theoretisches Interesse. In ihrer praktischen Verwertung führte sie einerseits zur Züchtung von Edelrassen, z. B. bei den Hefepilzen und sie wird in zunehmendem Maße dazu beitragen, die Kulturen eßbarer Pilze bei uns auf eine höhere Stufe zu bringen; andererseits gibt sie uns die Mittel zur Bekämpfung schädlicher Pilze, wie der Hausschwammarten, der Uredineen, Ustilagineen und Schimmelpilze.

Literaturverzeichnis.

Batsch, Erste Fortsetzung nach der Natur gemalter und beschriebener Schwämme. 1786.

Brefeld, O., Bot. Untersuchungen über Schimmelpilze. Heft 3. 1877.

Brefeld, O., Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie. 1889. Heft 8.

Buller, A. H. R., Researches an Fungi. London 1909.

Celakowsky, Dr. L., Beiträge zur Fortpflanzungsphysiologie der Pilze. Prag 1906.

Falck, R., Mykologische Untersuchungen und Berichte. I. Die Fruchtkörperbildung der im Haus vorkommenden Holz zerstörenden Pilze in Reinkulturen und ihre Bedingungen. 1913.

Gräntz, Fr., Über den Einfluß des Lichtes auf die Entwickelung einiger Pilze. [Diss.] Leipzig 1898.

Klebahn, Aufgaben und Ergebnisse biologischer Pilzforschung. (Vorträge aus dem Gesamtgebiet der Botanik. Heft I. 1914.)

Klebs, G., Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. I. Sporodinia grandis. (Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. 32. 1898. Heft 1.)

Klebs, G., Zur Entwickelungsphysiologie der Farnprothallien. (Sitzungsber. der Akademie Heidelberg. Teil I, II und III, 1916. 1917.)

Lakon, G. B., Die Bedingungen der Fruchtkörperbildung bei Coprinus. Berlin 1907. (Sep. Abdr. a. Annales Mycologici. Vol. 5. No. 2.)

Magnus, W., Über die Formbildung der Hutpilze. Berlin 1906.

Massee, G., A Revision of the Genus Coprinus. (Annals of Botany. Vol. X. 1896.)

Mez, C., Der Hausschwamm. Dresden 1908.

Ricken, A., Die Blätterpilze Deutschlands und der angrenzenden Länder usw. 1910. Lief. 2.

Ternetz, Ch., Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei Ascophanus carneus Pers. (Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 35. 1900.)

Weir, J. R., Flora. CIII. N. F. 3. 1911. S. 263—320. Untersuchungen über die Gattung Coprinus. p. 87—90. Benötigt der Pilz Coprinus Kalksalze zu seinen physiologischen Funktionen?

Wakefield, E. M., Über die Bedingungen der Fruchtkörperbildung usw. bei Hymenomyceten. (Naturw. Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft. 1909. Heft 11.)

Erklärung der Tafeln.

Tafel IV.

Fig. 1 a—i. *Bolbitius fragilis* in verschiedenen Entwicklungsstadien. k. Teil einer Hutoberfläche 357

Fig. 2 a_1—a_3. Verwachsene Fruchtkörper von *Bolbitius fragilis* an der Glaswand des Kulturgefäßes. Sie bildeten keine reifen Sporen . . 360

a_1. Zwei verwachsene Anlagen von oben; 0,35 cm groß. 10. 17 360

a_2. Dieselben von unten. Man sieht, daß sie hohl sind . . 360

a_3. Dieselben Fruchtkörper am folgenden Tag; I. 2 cm, II. 1,7 cm groß 360

Fig. 2b. Verwachsene Fruchtkörper von *Bolb. frag.* mit reifen Sporen und gespaltenem Hauptstiel, nat. Größe 8. 2. 18 360

Fig. 2c. Verwachsene Fruchtkörper von *Bolb. frag.* mit oben vollständig geteilten Stielen. 13. 6. 18 360

Fig. 3. *Bolb. fragilis.* Im Dunkeln gebildeter Fruchtkörper, da Lichtabschluß anscheinend nicht vollständig erreicht. Fruchtkörper sehr groß, Stiel schlaff am Boden liegend 365

Tafel V.

Fig. 4. a_1, a_2 und b. *Bolbitius fragilis.* Rauchglasversuch über die Einwirkung von verschieden starkem Osramlicht auf die Fruchtkörperbildung 372

4 a_1. 1. Kultur getroffen von 87,7 Meterkerzen Osramlicht 372

4 a_2. 2. Kultur, hinter ein Rauchglas mit 0,14 % Energiedurchlässigkeit gestellt, getroffen von 12,3 Meterkerzen Osramlicht, in gleicher Entfernung von der Osramlampe (2,20 m) wie die 1. Kultur 372

4 a_1 u. 4 a_2 zu gleicher Zeit aufgenommen 372

In Kultur 4 a_2, im schwächeren Licht, Fruchtkörper eben angelegt.

In Kultur 4 a_1, im stärkeren Licht, Fruchtkörper schon herangewachsen, dem einfallenden Licht zugewandt.

4 b. Dieselbe Kultur wie auf 4 a_2, 12,3 Meterkerzen, 3 Tage später aufgenommen. Fruchtkörper im Stadium der Hutentfaltung 372

Fig. 5a und b. *Bolbitius fragilis.* Myzeliales Aussprossen eines jungen, durchschnittenen Fruchtkörpers in reinem Wasser unter dem Deckglas 379

5 a. Zustand nach 4 Tagen; doppelt vergrößert. 11. 17 . 379

5 b. Aus den Fruchtkörpern herausgesproßtes Myzel; stärker vergrößert 379

Fig. 6a und b. Fruchtkörper von *Coprinus Hendersonii.* Diese Coprinusart besitzt einen Ring am Stiel 389

Fig. 7a und b. Fruchtkörper von *Bolbitius titubans* (Bull.) 389

Tafel VI.

Fig. 8a und b. Junge Fruchtkörper von *Bolbitius titubans* (Bull.) 390

8 a. bei 30° C 390

8 b. bei 10—15° C 390

Fig. 9a—e Am Tageslicht gebildete Fruchtkörper von *Coprinus narcoticus* in verschiedenen Stadien der Entwicklung, nat. Größe. . . . 392

9 d. Hut von der Unterseite. Vergrößerung 2 : 1 392

Fig. 10 A—K. *Coprinus narcoticus,* Fruchtkörperbildung im Dunkeln bei 35° C 393

10 A. Junge Anlagen 393

10 B, 10 C, 10 D. Junge vergeilende Fruchtkörper, Hüte rudimentär 393

10 E. Junger Fruchtkörper im schwachen Licht, wurde nicht weiter ausgebildet 393
10 F, 10 G, 10 H, 10 J. Zwei im Dunkeln fertig entwickelte Fruchtkörper in verschiedener Größe. Alle Fruchtkörper ausgezeichnet durch einen dichten, weißen Haarpelz 393
10 K. Teil eines reifen Hutes 393
Fig. 11. *Coprinus narcoticus.* Im Dunkeln vergeilter Fruchtkörper mit neuen Anlagen am Stiel. Dichter Haarpelz, nat. Größe 395

Tafel VII.

Fig. 12. *Coprinus lagopus*, Stamm I. Veränderung eines größeren Dunkelfruchtkörpers am Licht. Nur am unteren Rand des Hutes reife Sporen, Stiel unvollständig gestreckt. Stiellänge 7 cm, Stielbreite 0,3—0,5 cm, Hutradius 1,0 cm 399
Fig. 13. Kleiner Fruchtkörper von *Coprinus lagopus I*, erst im roten Licht, dann dunkel bei 28° C. Sehr starke Behaarung des Stiels, Hut rudimentär 399
Fig. 14 a_1—c_2. Abweichende Fruchtkörperformen von *Coprinus lagopus I* . 404
14 a_1. 1. Im blauen Licht bei geringer Feuchtigkeit auf Ziegenmist. Fruchtkörper klein, mit welligem Hutrand . . 404
14 a_2. Zwei normale junge Fruchtkörper aus einer feuchteren Kultur auf Pferdemist 404
14 b_1 u. b_2. 2. Im weißen Licht, bei geringer Feuchtigkeit auf Ziegenmist. Kräftige Fruchtkörper, Hüte teilweise reif, Stiele nicht gestreckt 404
14 c_1—c_2. 3. Im Dunkeln bei geringer Feuchtigkeit auf Kuhmist . 405
14 c_1. Erste Kultur mit zwei kleinen vergeilten sterilen Fruchtkörpern 405
14 c_2. Zweite Kultur mit vergeilten Fruchtkörpern 405
Die 4 mit × bezeichneten Fruchtkörper bildeten später reife Hüte aus.
Fig. 15. *Coprinus lagopus II* 406
links: am Licht sich bildende Fruchtkörper 406
rechts: im Dunkeln sich bildende Fruchtkörper, Stiele unten stark behaart 406
Die Hüte kommen im Dunkeln zur Entwicklung.

Untersuchungen über das Wachstum und die Reizbarkeit der Sporangienträger von Phycomyces nitens.

Von

Marie Graser, Würzburg.

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

Vorliegende Arbeit gliedert sich im wesentlichen in drei Teile. Der erste Teil behandelt den Wachstumsverlauf der Sporangienträger von *Phycomyces nitens*, der zweite Teil umfaßt Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf das Wachstum, im dritten Teil wird über einige reizphysiologische Beobachtungen an den Sporangienträgern berichtet.

Der erste Teil bildet im wesentlichen eine Nachprüfung der Arbeit Erreras (1883) und diente nur zur Orientierung für die späteren Temperatur- und Reizversuche.

I.

Wachstumsverlauf der Sporangienträger von Phycomyces nitens unter konstanten Außenbedingungen.

Das außerordentlich starke Wachstum dieses hochwüchsigen Schimmelpilzes hat schon früher die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gelenkt. 1870 machte Carnoy die ersten Wachstumsmessungen der Sporangienträger von *Phycomyces nitens*.

Mit primitiven Mitteln hat Carnoy Dauer und Verlauf des Wachstums seines „Mucor Romanus" (wie er den ihm noch unbekannten Pilz nannte) untersucht und die wesentlichen Punkte dabei richtig erkannt.

Sehr sorgfältige Beobachtungen mittels Horizontalmikroskops enthalten die Messungen Erraras (1884). Errera zog seinen Pilz nicht auf Zitronen- und Orangenvierteln wie Carnoy, sondern auf sterilisierten Brotwürfeln, welche er in viereckige Glaskästchen einschloß. Er machte seine Beobachtungen bei Tageslicht oder künstlicher Beleuchtung, je nach der Tageszeit.

Um dabei aber heliotropische Krümmungen der sehr empfindlichen Sporangienträger zu vermeiden, wurde die im Glaskästchen befindliche Kultur auf eine rotierende Scheibe gestellt.

Auf Grund seiner Beobachtungen unterschied Errera nicht wie Carnoy drei, sondern vier Wachstumsperioden, welche durch zwei Maxima und ein dazwischen liegendes Minimum im 2. und 3. Stadium charakterisiert sind. Im 1. Stadium findet Errera als stündliches Wachstum im Mittel 0,5 mm, Carnoy dagegen 0,8—0,9 mm. Die beiden Angaben sind aber schon deshalb schwer miteinander zu vergleichen, weil Carnoy keine Temperaturangaben verzeichnet, ein Umstand, der stark ins Gewicht fällt, da die Sporangienträger bei höheren Temperaturen, solange das Optimum nicht erreicht ist, stärker wachsen. Zudem könnten ja auch verschiedene Rassen vorgelegen haben oder die so verschiedenen Nährböden Unterschiede im Wachstum bedingen.

Errera teilte die 2. Periode Carnoys, die Zeit der Sporangiumbildung, noch einmal. Er trennte die letzten zwei bis drei Stunden der Sporangiumbildung, während welcher das Sporangium sich nur noch wenig (0—100 μ) vergrößert, von den ersten und schied so etwas künstlich ein III. Stadium gänzlichen Wachstumstillstandes von einem II. Stadium scheinbar abgeschlossener Sporangiumbildung. Errera erhielt auf diese Weise vier Wachstumstadien. Mir erscheint die Dreiteilung natürlicher.

Übereinstimmend fanden Carnoy, wie Errera als stündliches Wachstum im 3. Stadium (im 4. Erreras) 3,1 bis 3,6 mm vorausgesetzt, daß auch Carnoys Versuche bei einer Temperatur von etwa 19—20 Grad gemacht wurden.

Was die Dauer der einzelnen Wachstumsperioden betrifft, so fand Errera bei 18—24 Grad Celsius für das 1. Stadium einen Tag, für das 2. und 3. Stadium je 2—3 Stunden (Carnoy dagegen 20—24 Stunden) und $1^1/_2$ bis $3^1/_2$ Tage (Carnoy 17—20 Stunden) für sein 4. Stadium, und zwar 12—18 Stunden für die Zeit, während welcher das Wachstum nur wenig um das Maximum schwankt. Die Zeitangaben für das 1. und 4. Stadium, welche mit denen der 1. und 3. Periode Carnoys zu vergleichen sind, gehen ziemlich auseinander, da Carnoys Angaben für die einzelnen Stadien bedeutend kürzere Zeiträume umfassen. Umgekehrt sind die Zeitangaben Carnoys für die 2. Periode im Vergleich zu den in Betracht kommenden Angaben Erreras für das 2. und 3. Stadium bedeutend größer. Errera kommt deshalb zu dem Schlusse, daß Carnoy ohne Mikroskop nicht so genau Anfang und Ende der einzelnen Stadien beobachten konnte und auf diese Weise noch Anfänge der 3. Periode zur 2. rechnete. Ich erhielt denselben Eindruck. Aber dennoch verschwinden auch dann die Unterschiede nicht ganz. Und ich glaube, daß bei Carnoys Sporangienträgern das 4. Stadium doch kürzer war. Damit stimmt auch überein, daß sie trotz gleichen, stündlichen Zuwachses die Längen von Erreras

Sporangienträgern nicht erreichten. Carnoy gibt für seinen *Phycomyces* eine endliche Höhe von 6—6$^1/_2$ cm, Errera dagegen von 7—12 cm und mehr.

1. Kultur des Pilzes.

Als Ausgangsmaterial für meine Versuche diente eine Minusform von *Phycomyces nitens* aus H. Burgeffs Kulturen. Sie wurde in Jena dem Würzburger Institut überlassen. Zur Aufnahme des Nährbodens erwiesen sich zylindrische Gipstöpfchen, welche ich mir in einer Größe von 3 cm im Durchmesser und 5 cm Höhe selbst anfertigte, sehr zweckmäßig. Diese Töpfchen wurden mit Brot gefüllt, gut mit Wasser durchfeuchtet, 2 Stunden im Dampftopf sterilisiert und nach dem Erkalten mit *Phycomyces* geimpft. Die *Phycomyces*-Kulturen standen im gleichen Dunkelzimmer wie der Thermostat, den ich bei meinen Versuchen benützte. Die Temperatur im Dunkelzimmer während des Sommersemesters 1915 war im Laufe eines Monats nur allmählichen Schwankungen von ca. 2 Grad unterworfen.

Zwecks genügender Durchfeuchtung des Myzels standen die Kulturen in glasierten Tonschalen, welche 1 cm hoch mit Wasser gefüllt waren. Die poröse Gipsmasse reguliert die Wasserzufuhr für den Pilz sehr schön und gewährt außerdem den Vorzug einer besseren Durchlüftung des Myzels als z. B. Blechgefäße.

Die Tonschalen mit je 5—6 Kulturen wurden mit Pappestürzen verdunkelt.

Diese Art der Kultur und Aufstellung des Pilzes wurde auch in allen späteren Experimenten mit *Phycomyces* beibehalten.

2. Versuchsbedingungen und Präparation der Sporangienträger.

Schon Errera erkannte bei seinem Arbeiten mit *Phycomyces* den großen Einfluß von Licht, Temperatur und Feuchtigkeit auf das Wachstum dieses Pilzes. Er kommt (Seite 501) zu dem Schlusse, daß man, um ein von den äußeren Verhältnissen möglichst unabhängiges Bild des Wachstums von *Phycomyces* zu erhalten, denselben am zweckmäßigsten in einem verdunkelten Zimmer, bei konstanter Temperatur, konstanter Feuchtigkeit und konstanter künstlicher Beleuchtung auf dem Rotationsapparat beobachten müsse. Diese Bedingungen wurden bei meinen Versuchen nach Möglichkeit eingehalten.

Die Temperatur im Dunkelzimmer schwankte in den Monaten Juni und Juli zwischen 24 und 22 Grad, von August ab zwischen 22 und 21 Grad. Um die Temperatur während der Messungen möglichst konstant zu erhalten, kamen die Kulturen in einen Thermostaten, der von der Münchener Firma Dr. Bender und Dr. Hobein nach den Angaben von H. Prof. Kniep gebaut war. Der Thermostat wird elektrisch geheizt und reguliert; er ist ähnlich dem Apparat, welchen Blaauw für seine heliotropischen Versuche („Licht und Wachstum", Zeitschrift für Botanik. 1914) verwandte. Eine gleichmäßige Erwärmung wird aber in diesem

Apparat nicht durch einen Paraffinölstrom, sondern durch Wasser bewirkt. Eine Prüfung ergab, daß auch in dieser Vereinfachung die Wärme im Apparat gleichmäßig verteilt ist. Der Apparat besitzt 3 lichtdicht verschließbare Glasfenster. Das eine befindet sich an der Türe, ein zweites an der Decke und ein drittes dem Türfenster gegenüber. Das Deckenfenster wurde nicht benötigt. Der Apparat wurde auf ca. 25 Grad Celsius eingestellt und zeigte, wenn er mehrere Tage in Gang gesetzt war, nur ganz allmähliche Schwankungen von höchstens 0,1—0,2 Grad Celsius.

Die Beobachtung, welche Blaauw auf Grund eines einmaligen Versuches mit plötzlicher Temperatursteigerung um $^1/_{10}$ Grad anführt (1914, S. 650), kann ich nicht bestätigen. Die dabei auftretende Wachstumsverringerung war wohl eine zufällige, denn in den später folgenden Temperaturversuchen fand ich bei plötzlicher Temperaturerhöhung immer nur Wachstumssteigerung. Ich habe während meiner Versuche die Überzeugung gewonnen, daß plötzliche Temperaturunterschiede von $^1/_{10}$ Grad keinen wahrnehmbaren Einfluß auf das Wachstum ausüben. Das Wachstum des Pilzes ist zu unregelmäßig, um derart genaue Beobachtungen an wenigen Exemplaren feststellen zu können. Bei längerem Arbeiten mit *Phycomyces* bekommt man den Eindruck, daß der Feuchtigkeitsgehalt der Luft eine ebenso wichtige Rolle spielt wie die Temperatur. — Der gute Verschluß des Thermostaten ermöglichte ein Konstanthalten des Feuchtigkeitsgehaltes im Apparat. Das im Thermostaten aufgestellte Hygrometer stand bei diesen Wachstumsmessungen dicht am Sättigungspunkt. Zu Beginn des Versuches war aber beim Übertragen der Kulturen vom Dunkelzimmer in den Thermostaten eine Änderung von Temperatur und Feuchtigkeit nicht zu umgehen. Denn von Anfang an mußte dafür gesorgt werden, daß die Temperatur im Thermostaten immer um mindestens einen Grad höher sei als die im Dunkelzimmer, da andernfalls die selbsttätige Regulierung der Temperatur nicht möglich gewesen wäre. Die Kulturen von Anfang an in den Thermostaten zu stellen, ging nicht an, da man sie zur Präparation für die Messung längere Zeit hätte herausnehmen müssen, und auf diese Weise einen zweimaligen und beim Herausnehmen sogar sehr plötzlichen Wechsel der Außenverhältnisse verursacht hätte. Beim Öffnen des Thermostaten sank das Hygrometer sehr schnell und zeigte schon nach einigen Minuten den Feuchtigkeitsgehalt des Dunkelzimmers. Ich zog also das kleinere Übel dem größeren vor und kultivierte den Pilz im Dunkelzimmer und nicht im Apparat.

Ferner wurde der Pilz vom Anfang bis zum Ende des Versuches dunkel gehalten und nur in der kurzen Zeit der Messung mit schwachem, rotem Licht, welches durch eine Mattscheibe noch gedämpft wurde, beleuchtet. Rotes Licht hat bekanntlich ganz geringen Einfluß auf das Wachstum der Pflanzen. Als rotes Licht diente eine elektrische Lampe von der Kerzenstärke 12, über welche eine Sachssche Glocke mit starker Saffraninlösung gestülpt wurde, wie sie auch Blaauw (1908, S. 234) bei seinen

heliotropischen Versuchen verwandte. Die im Dunkelzimmer aufgestellten Kulturen entwickelten nach 4—5 Tagen die ersten noch schwächlichen Sporangienträger, welche abgeschnitten wurden, um den bedeutend kräftigeren Nachwuchs zu erhalten, der für Versuche sich besser eignet. Das Messen bei rotem Licht erschwert die Versuche etwas. Denn für diese Messungen muß ein einziger Sporangienträger isoliert und bei längeren Messungen dafür gesorgt werden, daß kein störender Nachwuchs den markierten Träger verdeckt und die schon schwachen, einseitig auffallenden Lichtstrahlen der roten Lampe abhält.

War also die Kultur bis zum gewünschten Stadium herangewachsen, dann wurden alle Sporangienträger bis auf einen abgeschnitten und dieser mit chinesischer Tusche markiert. Für die Messungen, bei denen es darauf ankam, die Wachstumszonen festzustellen, wurden die Marken durch Bespritzen des Trägers mittels eines Fixierröhrchens aufgetragen. Diesem Zwecke diente eine Schablone aus Glimmer, welche mit einer Reihe übereinander stehender, kleiner Löcher versehen war und dicht vor dem isolierten Träger im Brot festgesteckt wurde. Auf diese Weise konnten sehr kleine Marken mit einem Male auf der ganzen Länge des Trägers aufgetragen werden. Durch diese Art der Markierung suchte ich Kontaktreize, auf welche Errera und Steyer aufmerksam machten, möglichst zu vermeiden und das lästige Festkleben des Pinsels besonders in der empfindlichen Wachstumsregion zu vermeiden. Bei Messungen, welche nicht ausschließlich der Bestimmung der Wachstumsregion galten, wurden die Marken mit einem feinen Dachshaarpinsel aufgetragen.

Um das Nachwachsen neuer Sporangienträger möglichst lange hintanzuhalten, wurde die Oberfläche der Kultur bis dicht an die Basis des Trägers mit einem dünnen Gipsteig bestrichen.

3. Die Messung.

Zur Messung kamen immer 3—4 Kulturen mit je einem isolierten und markierten Sporangienträger in den Thermostaten an das Fenster, vor welchem das Horizontalmikroskop stand. Bei jeder Messung, also gewöhnlich in 1—2stündigen Zwischenräumen, wurde zunächst die Temperatur des Thermostaten abgelesen, die Verschlüsse vor den Fenstern beseitigt, die rote Beobachtungslampe angedreht, die 0-Marke des Mikrometers im Horizontalmikroskop auf die äußerste Spitze des Trägers eingestellt und so von oben nach unten gehend von Tuschemarke zu Tuschemarke gemessen. Dabei wurde immer nur der obere Rand der Tuschemarken fixiert, was besonders bei etwas größer ausgefallenen Tuschemarken von Wichtigkeit ist. Zur Messung eines Trägers brauchte ich in den ersten 10 Stunden 1—2 Minuten, in späteren Stunden dagegen 4—6 Minuten und länger, da dann das Messen viel schwieriger wurde; denn der Sporangienträger war dann schon so stark gewachsen, daß die Skala 3—4mal und öfter durchmessen werden mußte, bis der Rand der ersten Marke

mit einem Teilstrich der Mikrometerskala zusammenfiel. Eine neue Markierung wäre in diesem Falle eine große Erleichterung gewesen, war aber unausführbar, ohne das Wachstum der Sporangienträger beim Herausnehmen aus dem Apparat beträchtlich zu stören, wie ich mich bei einigen Versuchen überzeugen konnte. So zog ich vor, bestimmte Stellen der durch den Träger schimmernden Plasmasubstanz oder kleine Unebenheiten am Umriß des Trägers als Markierungspunkte zu benützen. Die durch die Plasmasubstanz oder durch Unebenheiten am Träger gegebenen Markierungspunkte konnten natürlich bei der nächsten Messung nicht mehr benutzt werden, da ja das Plasma sich ständig bewegt und nur selten die kleinen Unebenheiten mit Sicherheit wieder zu erkennen sind.

Zum Vergleich bei den einzelnen Messungen dienten also nicht die einzelnen Strecken, sondern die Summen der gemessenen Strecken, bis zur ersten Tuschemarke. Je länger also der Träger wuchs, desto schwieriger wurde das Messen, besonders, wenn in den frühen Morgenstunden die Fenster im Thermostaten etwas anliefen und Einzelheiten an dem Träger undeutlich wurden, so daß ich manchmal die Messung wiederholen mußte, weil ich die Merkpunkte für die einzelnen Strecken verloren hatte, ehe beim Höherschrauben des Mikroskops die erste Tuschemarke in den Bereich der Mikrometerskala kam. Eine solche Messung nahm dann immer 10—15 Minuten in Anspruch, und der Einfluß des roten Lichtes auf die Sporangienträger hätte sich sehr fühlbar gemacht, wenn ich in den späten Stunden der Beobachtung noch drei Träger zugleich gemessen hätte. Ich wählte mir dann deshalb den schönsten Träger aus und setzte die Messung der anderen nicht weiter fort. Die letzten Messungen des wachsenden Teiles konnten aus dem angeführten Grunde auch nicht so genau ausgeführt werden, wie die ersten, und es können dabei vielleicht manchmal Ungenauigkeiten von 2—3 Skalenteilen unterlaufen sein, was aber bei den verhältnismäßig großen Strecken (mindestens 200 Skalenteile), welche hier in Betracht kommen, höchstens $1^1/_2$ % ausmacht. Bedeutend größer werden natürlich die Ablesungsfehler bei den kleinsten gemessenen Strecken. Da meine Messungen auf ein Drittel Skalenteil genau sind, würde der Ablesungsfehler bei einem höchsten Fehlbetrag von $^1/_6$ Skalenteil z. B. bei den kleinsten, 1,5 Skalenteile langen Strecken 11,11 % ausmachen. Bei Strecken von 70 Skalenteilen, welche häufig gemessen wurden, wäre der Fehlbetrag dagegen nur 0,24 %.

Diese Messungen wurden bei zwanzigfacher Vergrößerung ausgeführt.

4. Ergebnis der Wachstumsmessungen.

Die Untersuchungen galten zunächst der Wachstumszone; im Anschlusse daran beobachtete ich, wie Carnoy und Errera, die verschiedenen Wachstumsstadien aber im Zusammenhange, d. h. an ein und demselben Sporangiumträger.

a) Wachstumszone.

Meine Aufgabe bestand zunächst darin, zu untersuchen, ob der Sporangienträger von *Phycomyces* nur Spitzenwachstum besitzt oder ob nicht auch an einer anderen Stelle, z. B. an der Basis, noch Wachstum stattfindet und wie weit die Wachstumszone am Träger hinabreicht. Die Frage bezüglich basalen Wachstums war leicht zu entscheiden. Ein Mikrometerteilstrich des Horizontalmikroskops auf eine Marke an der Basis des Trägers eingestellt ergab selbst nach stundenlanger Beobachtung keine Verschiebung der Marke. Auch an anderen Stellen unterhalb der Spitzenregion des Trägers wurde niemals ein Zuwachs beobachtet. Ein schwieriges Kapitel ist dagegen die Feststellung der unteren Grenze des Spitzenwachstums. Die Sporangienträger vertragen nämlich in der Wachstumszone das Markieren schlecht. Errera hält die infolge der Markierung auftretenden Krümmungen für Folgen von Kontaktreizen. Er sagt (S. 563): „Junge Fäden, welche noch spitz sind, wachsen ungestört weiter; ältere im 4. Stadium befindliche, krümmen sich dagegen dicht unterhalb des Sporangiums und zwar derart, daß die mit Tusche betupfte Seite konkav wird. Die wachsende Region ist allein reizbar: eine Marke, die auf dem ausgewachsenen Teil des Trägers angebracht wird, bleibt wirkungslos."

Auch ich beobachtete, daß die Träger nur bei Berührung der Wachstumszone sich krümmten, aber diese Reaktion erfolgte nicht nur bei Trägern, die ihr Sporangium schon gebildet hatten, sondern auch bei jungen, noch spitzen Exemplaren. Selbst bei ganz feiner Markierung in der Wachstumszone zeigt der Träger eine leichte Krümmung nach der markierten Seite zu. Diese Krümmung kann vorübergehen, bleibt aber häufig erhalten. Der Träger wächst dann nach einigen Stunden wieder senkrecht nach oben und hat, wenn die Krümmung sehr stark war, bajonettähnliche Form. Markierungen in der nicht wachsenden Region, selbst wenn sie groß und zahlreich sind, haben keinen störenden Einfluß auf das Wachstum des Trägers. Sehr häufig gehen Sporangienträger einige Stunden nach der Markierung in der Wachstumszone zugrunde. In einigen Fällen zeigte das Versuchsexemplar nach dem Markieren ein krankhaftes Wachstum, welches sich auch in der Form äußerte. Ich beobachtete Exemplare mit solch krankhaftem Wachstum, bei welchen erst nach 20—24 Stunden der Tod eintrat. Auf Grund meiner Beobachtungen kam ich zu der Überzeugung, daß die Tuschemarkierung nicht als Kontaktreiz wirkt, sondern direkt eine mechanische Schädigung des Trägers bedeutet. Die Membran des Trägers verliert offenbar an der Stelle, wo die Tuschemarke sitzt, ihre Elastizität und Dehnbarkeit und kann dort nicht mehr wachsen. Um mich davon zu überzeugen, benetzte ich den Scheitel eines Trägers, der eben in der Sporangiumbildung begriffen war, sehr sorgfältig mit Tusche. Die Schwärzung des noch ganz kleinen Sporangiums fiel etwas einseitig aus, so daß das Sporangium an einer Stelle nahe seinem Scheitelpunkt frei von Tusche war. Nach acht Stunden hatte

das Sporangium an der Stelle, nächst dem Mittelpunkt, wo keine Tusche war, eine Spitze gebildet, welche immer länger wuchs und zwei Stunden später die Form einer scharfen, langen Helmspitze zeigte. Das übrige Köpfchen hatte sich nicht vergrößert. Ähnliche Formen erhielt ich auch im Thermostaten, wenn zufällig beim Spritzen mit Tusche die äußerste Spitze eines Sporangienträgers getroffen worden war. Derartige Träger mußten natürlich vom Versuche ausgeschaltet werden. Nur solche, deren Wachstum als normal betrachtet werden konnte, wurden weiter gemessen. Vielleicht nicht ganz normal war das Wachstum des Trägers in Tabelle II, S. 429. Was die Höhe der Wachstumszone betrifft, so fand ich zu wiederholten Malen, 4 Skalenteile = 184 μ unterhalb der Spitze kein Wachstum mehr. In einem Falle, wo ich die oberste Marke 2 Teilstriche unterhalb der Spitze angebracht hatte, war auch unter dieser Marke noch starkes Wachstum, nachdem die oberste Strecke 6,6 Teilstriche = 304 μ einnahm und nach den weiteren Messungen des Trägers schätze ich, daß das Wachstum auch 10 Skalenteile = 460 μ unter der Spitze noch stattfand. In einigen Fällen jedoch, wo der oben nicht markierte Träger nach deutlich sichtbarem Ansatz zur Köpfchenbildung infolge veränderter Temperatur und Feuchtigkeit beim Einsetzen in den Thermostaten wieder spitz weiter wuchs (Tabelle I und III), zeigte sich schon 1,5 Skalenteile unterhalb der Spitze kein Wachstum mehr. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, daß viele Sporangienträger mit Beginn der Sporangienbildung das Wachstum des Trägers sofort einstellen, was in diesem Falle schon eingetreten sein konnte. Bei einem jungen Versuchsexemplar mit noch gelbem Sporangium war ebenfalls 4 Skalenteile = 184 μ unterhalb der Köpfchenbasis kein Wachstum mehr zu beobachten.

Ältere Sporangienträger habe ich bezüglich Höhe der Wachstumszone auf diese Weise nicht untersucht. Aber phototropische Versuche geben auch hierüber annähernd Aufschluß und zeigen zugleich, daß, wie auch Errera durch zweimalige Markierung ein und desselben Sporangienträgers entdeckte, die Länge der wachsenden Region nicht konstant bleibt.

Phototropische Krümmungen finden bekanntlich nur in der Wachstumszone statt. An dem Punkte, wo die Pflanze nicht mehr wächst, wird die Krümmung fixiert und es entsteht dort, besonders wenn die Wachstumszone so kurz ist und so scharf abgegrenzt wie bei *Phycomyces*, eine deutliche Knickstelle, welche man mit dem Mikroskop annähernd feststellen kann. Diese Eigenschaft des *Phycomyces* wurde in den drei folgenden Versuchen benützt.

Ein 2,5 cm langer Sporangiumträger mit gelbem Sporangium vor das Fenster gestellt zeigte nach 12 Minuten eine Krümmung ca. 18 Skalenteile unterhalb der Sporangiumbasis; da der Träger in den 12 Minuten um 8 Skalenteile gewachsen war, und der Reiz auch nach unten weitergeleitet wird, ist anzunehmen, daß die Zone des Maximalwachstums sich mindestens 8 Skalenteile weiter

oben befand, also höchstens 10 Skalenteile = 460 μ unterhalb der Sporangiumbasis, dort, wo das Licht zu Anfang des Versuches wirken konnte. Auf diese Weise berechnete ich die Wachstumszone der beiden folgenden Träger.

Bei dem zweiten, 2,8 cm langen Träger mit braunem Sporangium fand ich die Wachstumszone 18 Skalenteile = 828 μ unter der Köpfchenbasis und bei dem dritten 3,9 cm langen Exemplar mit schwarzem Köpfchen 24 Skalenteile = 1104 μ. Bei dem zweiten und dritten Träger trat die Krümmung schon nach 7 Minuten ein.

Aus diesen Versuchen ist zu schließen, daß sich die Wachstumszone des Trägers von *Phycomyces* um so weiter nach unten ausdehnt, je näher der Träger dem Wachstumsmaximum im 3. Stadium (Erreras 4. Stadium) kommt. Da nun der letztgenannte Träger einen stündlichen Zuwachs von 2,5 mm hatte, d. h. sich annähernd in dem Stadium seines Wachstumsmaximums befand, und die Wachstumszone mindestens 1104 μ unter die Sporangiumbasis hinabreichte, schließe ich, daß die Wachstumszone 2 mm nicht überschreitet.

Zu diesen Versuchen möchte ich noch bemerken, daß eine Wiederaufnahme des Wachstums infolge Lichtreizes an ausgewachsenen Teilen des Sporangienträgers nicht erfolgt. Die Ausdehnung der Wachstumszone nach unten bei zunehmender Wachstumsgeschwindigkeit wird nicht durch den Lichtreiz bewirkt, sondern ist dem Pilz eigentümlich.

b) Wachstumsverlauf der Sporangienträger.

Von mehr als 150 markierten Exemplaren gelang es mir 40 zu messen. Errera beobachtete markierte Träger 6—8 Stunden hindurch. Ich trachtete bei meinen Messungen darnach, das Wachstum der Sporangienträger bis zum endgültigen Stillstand zu messen. Eine Messung vom Beginn der Köpfchenbildung bis zum Tode des Trägers erforderte aber selbst in der hohen Temperatur des Thermostaten (24 Grad) eine fortlaufende Beobachtung von mindestens 28 Stunden. Es konnte deshalb nur eine kleinere Anzahl Träger so vollständig gemessen werden. Nur von solchen lange beobachteten Trägern habe ich fünf Wachstumskurven nebst den zugehörigen Tabellen als Beispiele beigelegt. Die Messungen der Sporangienträger wurden gewöhnlich kurz vor dem Anfang der Sporangiumbildung begonnen. — Nach einigen Versuchen fand ich ein untrügliches Merkmal dieses Stadium zu erkennen. Noch ehe selbst mit dem Mikroskop an dem Sporangium äußerlich die geringste Anschwellung zum Köpfchen zu entdecken ist, kann man mittels Lupe (0,1—0,2 mm) unter der Spitze des Trägers in der Zelle einen weißen Punkt entdecken, welcher mit dem Beginn der Sporangiumbildung wieder verschwindet.

Beim Isolieren der Sporangienträger wählte ich also besonders Exemplare dieser Art aus. Ich muß aber bemerken, daß manche Sporangienträger, nachdem sie in den Thermostaten gebracht

waren, wohl anfangs die Anschwellung zum Köpfchen zeigten, aber, infolge der veränderten Temperatur und Feuchtigkeit, anstatt sich abzurunden, wieder spitz weiterwuchsen und erst nach kürzerer oder längerer Zeit ihr Sporangium bildeten. Die erste Anschwellung blieb dann in Form einer kleinen Ausbuchtung am Träger erhalten. Sporangienträger dieser Art enthalten meine Tabellen I, II und III. Auf diese Weise kam ich in die Lage, Sporangienträger im ersten Stadium öfter zu messen, als ich beabsichtigte. Die nötigen Erläuterungen zu meinen Tabellen und Kurven folgen auf S. 424 ff.

Wie Carnoy unterscheide ich drei Wachstumsperioden, welche am deutlichsten in einer Kurve der einzelnen stündlichen Zuwachse zum Ausdruck kommen und am vollständigsten aus Figur I zu ersehen sind — zwischen zwei mehr oder weniger deutlichen Maxima ein ausgesprochenes Minimum. Die Kurve für das erste Maximum in Figur I müßte natürlich bedeutend länger sein, da sie ja nur einen Bruchteil der 1. Periode darstellt.

1. Stadium: Wie ich schon erwähnte, habe ich das 1. Stadium immer nur in seinen letzten Stunden gemessen. Der im Dunkel gewachsene weiße Sporangienträger ist bei 22 Grad in ca. 14 Stunden am Endpunkt des ersten Stadiums angelangt. In diesem Moment ist (mit Lupe betrachtet) in der Spitze des Trägers der weiße Punkt zu sehen, welcher aus lauter mikroskopisch kleinen Tröpfchen zusammengesetzt ist. Das stündliche Maximalwachstum des I. Stadiums trat in der letzten Stunde vor der Sporangiumbildung ein und schwankte zwischen 0,5—1 mm.

2. Stadium: Das 2. Stadium umfaßt die Zeit der Sporangiumbildung. Sobald der Träger nicht mehr wächst, schwillt der oberste Teil der Spitze (1,5 Skalenteile) zur Kugel an. Zu wiederholten Malen aber fand ich, daß auch zu Beginn der Sporangiumbildung der Träger noch zirka eine Stunde weiter wächst (5—6 Skalenteile), wie das z. B. aus Tabelle V deutlich zu ersehen ist. In durchschnittlich 4 Stunden hat das gelbe Sporangium bei 25 Grad seine volle Größe erreicht; es mißt dann im Durchmesser 6—12 Skalenteile = 276—552 μ.

3. Stadium: Sobald das Sporangium gebildet ist, beginnt das Wachstum des Trägers von neuem, dicht unter der Köpfchenbasis — zuerst langsam, bald schneller, bis es mit 1,9—2 mm pro Stunde sein Maximum erreicht hat. Ausnahmsweise erhielt ich einmal ein Maximum von 4,1 mm, wie aus Tabelle III ersichtlich ist. Von da ab nimmt das Wachstum wieder ab, und zwar häufig rascher als es vorher zugenommen hat. Während des 3. Stadiums wird das gelbe Sporangium zuerst braun, dann schwarz und die weißgraue Membran des Trägers wird von der Basis bis zur Spitze in immer größerer Ausdehnung schwarz. Dieses Stadium nahm im Thermostaten nur ungefähr einen bis $1^1/_2$ Tag oder etwas darüber in Anspruch, so daß also das 2. und 3. Stadium im Thermostaten ca. 28—40 Stunden dauerte.

Für die genauere Betrachtung meiner Tabellen und Kurven möchte ich an dieser Stelle einige Erläuterungen einschieben.

Was die Tabellen betrifft, so ist zu bemerken, daß die Maßzahlen in der Rubrik für die Basis nur annähernd richtig sind, da ein Messen hart über dem Brot der schlechten Beleuchtung halber unmöglich ist. Die Summe der einzelnen Strecken auf dem Träger gibt deshalb nicht genau die Länge des Trägers, sondern es sind dieser Summe immer noch ca. 3 mm an der Basis dazu zu zählen. Aus den Tabellen ist zu ersehen, daß auch die nicht wachsenden Strecken Schwankungen von 0,5—1 Skalenteil aufweisen. Ich halte sie für Folgen von Turgorschwankungen und glaube, daß auch Erreras Beobachtung häufiger Verkürzungen des Trägers während der Sporangiumbildung darauf beruhen. Die drei Stadien der Sporangienträger sind durch Trennungslinien angedeutet. Da die in der letzten Rubrik enthaltenen Zuwachse nicht nach gleichen Zeitabschnitten gemessen wurden, sind sie natürlich nicht miteinander zu vergleichen. Deshalb wurden aus den durch Beobachtung erhaltenen Einzelwerten die stündlichen Zuwachse berechnet. Diese berechneten Werte liegen der Kurve der Einzelzuwachse jedes Trägers (Fig. I—V) zugrunde. Über gleicher Abszissenachse mit dieser Kurve befindet sich je eine Kurve für das Längenwachstum des betreffenden Trägers und darunter die Kurve der abgelesenen Temperaturen. Wie aus den angegebenen Zahlen ersichtlich ist, ist ein Teil der Abscissenachse = 2 Stunden und ein Teil der Ordinatenachse = 30 Skalenteile des Mikrom. = $30 \times 46 = 1380\ \mu$.

Tabelle und Figur I.

Tabelle und Figur 1 enthalten wie die Tabellen und Figuren II und III das Wachstum eines Sporangiumträgers, welcher, in der Sporangiumbildung begriffen, nach dem Einstellen in den Thermostaten wieder spitz weiter wuchs. Der Wachstumstillstand während der Sporangiumbildung ist aus dieser Tabelle nicht deutlich zu sehen, da um 8,47 schon wieder erneutes Wachstum eingesetzt hat. Nach der letzten Beobachtung wuchs der Träger noch weiter, konnte aber nicht mehr gemessen werden, da er stark nutierte.

Tabelle und Figur II.

Tabelle und Figur II zeigen einen Sporangiumträger, welcher vielleicht bis zum gänzlichen Wachstumsstillstand, nach 12^{23}, an den Folgen einer Markierung dicht unterhalb des Sporangiumansatzes litt. An dieser Stelle krümmte sich der Träger in scharfem Winkel von ca. 10—15 Grad nach rechts und wuchs in dieser Richtung weiter. Das unregelmäßige Wachstum dieses Trägers (3 Maxima) ist vielleicht darauf zurückzuführen.

Ehe der Träger in den Thermostaten gebracht wurde, stand dieser längere Zeit offen, um einen allmählichen Übergang zur höheren Versuchstemperatur zu erreichen — daher die auffallend starke 6stündige Inkonstanz der Temperatur.

Tabelle und Figur III.

Zu Tabelle 3 ist zu bemerken, daß das Ende des 2. Stadiums wohl näher der Zeitangabe 4,26 als 5,38 liegt; daher die Trennung der Stadien in diesem Sinne. Figur III zeigt ein auffallend hohes und sehr plötzliches Maximum, wofür ich keine Erklärung finde, denn Temperatur und Feuchtigkeitsverhältnisse sind dieselben wie in der sehr regelmäßigen Figur IV; beide wurden ausnahmsweise zu gleicher Zeit gemessen. Der Träger zeigte am Tage nach der Messung noch einen Zuwachs von 54 Skalenteilen, war also am Ende der Beobachtung nahezu ausgewachsen.

Tabelle und Figur IV.

Das Wachstum dieses Sporangiumträgers zeichnet sich durch besondere Regelmäßigkeit aus; er war ziemlich weit unter der Spitze markiert (92 Skalenteile).

Tabelle und Figur V.

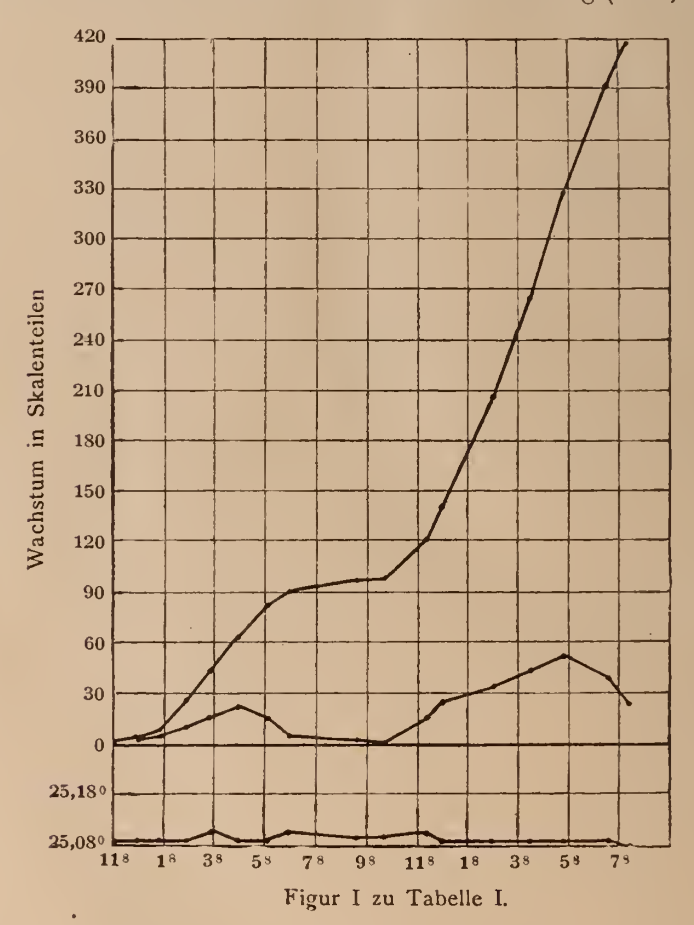
Figur V zeigt trotz äußerst konstanter Temperatur wieder Wachstumsschwankungen. Dicht unterhalb des Sporangiums bildete sich nach der letzten Messung der Ansatz zu einer Verzweigung, welche am nächsten Tag ein Sporangium gebildet hatte und noch kräftig weiter wuchs. Nur bei der ersten Beobachtung wurde während dieses Versuches der ganze Träger gemessen; späterhin begnügte ich mich damit lediglich die obersten Strecken unterhalb der Wachstumszone zur Kontrolle noch mitzumessen. Der übrige, nicht wachsende Teil des Trägers konnte vernachlässigt werden, da zahlreiche vorhergegangene Versuche bereits ergeben hatten, daß diese Strecken sich gleich bleiben. Es wurde auf diese Weise ein rascheres Messen ermöglicht.

5. Zusammenfassung.

Wenn man das Ergebnis meiner Messungen mit denen meiner Vorgänger vergleicht, fällt vor allem das im ganzen bedeutend langsamere Wachstum und die kürzere Wachstumsdauer der Sporangienträger auf. Die kurze Wachstumsdauer und der niedrige Wuchs sind wohl nicht nur einer übermäßigen Feuchtigkeit im Thermostaten zuzuschreiben, sondern auch dem Umstande, daß für fortgesetzte Beobachtung nur Träger in Betracht kamen, welche ihre Entwickelung verhältnismäßig rasch zurücklegten, da ein fortgesetztes Beobachten länger als 28 Stunden ohne Neumarkierung und Abschneiden der nachgewachsenen Sporangienträger unmöglich wird. Eine Neumarkierung hätte große Unregelmäßigkeit in das Wachstum gebracht und den Träger selbst gefährdet. Es wurde deshalb davon abgesehen. Auf diese Weise kamen immer nur niedrigwüchsige Exemplare von 3—4 cm zur vollständigen Messung.

In alten Kulturen außerhalb des Thermostaten fanden sich nicht selten Exemplare von 12—14 cm. Eine mittlere Länge ist 7—8 cm. Errera gibt 7—12 cm an. Carnoys Träger erreichten nur 6—6½ cm Längen, welche denen meiner Träger im Thermostaten näher kommen.

Möglicherweise experimentierte Errera mit der Plusform des Pilzes, während meine Versuche mit der Minusform ausgeführt wurden, welche nach Blakeslees Beobachtung (1904, S. 283)



Figur I zu Tabelle I.

schwächeres Myzelium und zartere Sporangienträger bildet. Das verhältnismäßig starke Wachstum im ersten Stadium ist vielleicht eine Folge des ziemlich raschen Wechsels der Versuchsbedingungen beim Einstellen in den Thermostaten. Die Pflanze muß erst ins Gleichgewicht kommen. Der plötzliche Übergang in die feuchtere Luft des Thermostaten hatte eine Transpirationshemmung und im Zusammenhang damit eine Turgorsteigerung zur Folge, die vielleicht als Reiz auf das Wachstum wirkte — daher auch die im Vergleich mit Erreras Versuchen etwas

beschleunigte Sporangiumentwickelung. In meinen Versuchen fiel das verhältnismäßig hohe Maximalwachstum des 1. Stadiums in die letzte Stunde vor der Sporangiumbildung, eine Erscheinung, welche vielleicht mit den veränderten Außenbedingungen zusammenhängt. Errera verzeichnet dagegen einen allmählichen Abfall der Wachstumsgeschwindigkeit bis zum Stillstand vor der Sporangiumbildung, welcher auch in seinem Schema Figur V, S. 503 zum Ausdruck kommt. Die einzige maßgebende Tabelle I, S. 512, läßt dagegen diesen konstanten Abfall vermissen.

Auf Grund meiner Resultate bin ich zu der Ansicht gekommen, daß bei meinen Versuchen die Temperatur und besonders die Feuchtigkeitsverhältnisse für diesen Pilz ungünstiger waren als bei Erreras Versuchen. Die Kulturen mußten aber im Thermostaten feucht gehalten werden, da trocken hineingestellte Kulturen bei der verhältnismäßig hohen Temperatur (24—25 Grad) stark nutierten und sogar in Spiralform wuchsen.

In späteren Versuchen mit höheren Temperaturen wurden die Kulturen zwar nicht ganz trocken, aber doch nicht mehr so feucht gehalten.

Für meine Zwecke war ich mit diesen Versuchen genügend über den Wachstumsverlauf der Sporangienträger orientiert, um daraufhin weiter mit *Phycomyces* experimentieren zu können.

Tabelle I. (9.—10. VII. 15.)

Temperatur	Zeit	Fruchtträger						Zuwachs des Trägers		
		Sporangium	Träger mit markierten Strecken I — Basis					gemessen in Skalenteilen	berechnet pro Stunde 1 Skalentl. = 46 Mikr.	
			Ansatz zur Köpfchenbildung	I	II	III	Basis		Skalentl.	Mikron
25,1°	11^{8}	.	1 5	23,5	96	80	45	0	0	
25,1°	12^{2}	.	4	24	96	80	45	2,5	3,3 =	153
25,1°	1	.	11	24	96	80	45	7	7 =	332
25,1°	2^{8}	.	25	23	95	80	45	14	12,4 =	570
25.13°	3^{2}	.	41	23	96	80	45	16	17,8 =	819
25,1°	4^{10}	.	65	24	95	80	45	24	21,2 =	975
25.1°	5^{16}	1,5	83,5	23	95,5	80	45	18,5	16.8 =	837
25,13	6^{7}	4	90	23	96	80	45	6,5	5,52 =	254
25,12°	8^{17}	8	95	23	95,5	80	45	5	1,88 =	86
25,12°	9^{49}	8	96	23	96	80	45	1	0,96 =	44
25,13°	11^{30}	8	121	24	96	80	45	25	14,8 =	681
25,1°	12^{9}	8	138	23	96	80	45	17	26 2 =	1205
25,1°	2^{15}	8	205	23	96	80	45	67	31,9 =	1467
25,1°	3^{41}	8	265	23	96	80	45	60	41,8 =	1923
25,1°	5	8	328	23	96	80	45	63	50.34 =	2315
25,1°	6^{35}	8	392	23	96	80	45	64	40,4 =	1858
25,08°	7^{39}	8	417	23	96	80	45	25	23,4 =	1076

Tabelle II. (2.—4. VIII. 15.)

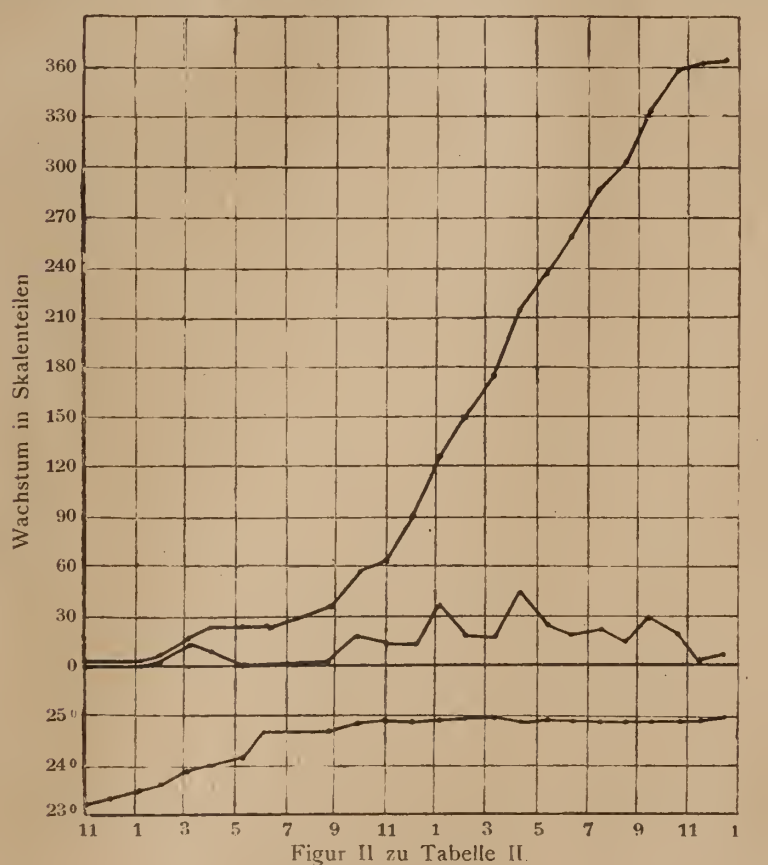
Temperatur	Zeit	Fruchtträger: Sporangium	Träger mit markierten Strecken I — Basis: Ansatz zur Köpfchenbildung	I	II	III	Basis	Zuwachs des Trägers: gemessen in Skalenteilen	berechnet pro Stunde 1 Skalentl. = 46 Mikr. (Skalentl. Mikr.)
23,2°	11	.	1,5	11	3,5	71.5	160	—	—
23.38°	12^{7}	.	2	11	3,5	71.5	162	0,5	0,4 = 18
23,56°	1^{6}	.	2	12	3	72,5	162	0	0
23,7°	2^{7}	.	4	12	3	72,5	162	2	2 = 92
23,89°	3^{14}	.	17	12	3	72	161	13	11.6 = 534
24,06°	4^{11}	2,5	23	12	3	72	160	6	6,1 = 281
24.1°	5^{19}	5	23	12	2 5	72	160	0	0
24.6°	6^{10}	6	23	12	3	72	160	0	0
24.7°	8^{45}	6	36	12	3	73	160	13	5 = 230
24 86°	9^{56}	6	57	12	3	73	161	21	17,7 = 814
24 9°	11	6	74	12	3	73	161	17	15,9 = 731
24 87°	12^{12}	6	94	12	3	73	160	20	16.7 = 768
24.9°	1^{5}	6	126	12	3	73	160	32	36 2 = 1665
24 92°	2^{16}	6	150	12	3	73	160	24	20.3 = 934
24 93°	3^{17}	6	170	12	3	73	160	20	19.7 = 906
24,91°	4^{21}	6	213	12	3	73	160	43	40.3 = 1854
24.92°	5^{18}	6	239	12	3	73	160	26	27,4 = 1260
24.9°	6^{18}	6	260	12	3	73	160	21	21 = 966
24 9°	7^{28}	6	286	12	3	73	160	26	22 3 = 1026
24.9°	8^{30}	6	303.5	12	3	73	160	17,5	16,9 = 777
24.9°	9^{27}	6 3	331,5	12	3	73	160	28	29 6 = 1362
24,93°	10^{35}	6 5	358,5	12	3	73	160	27	23 8 = 1094
24 93°	11^{33}	6.5	361	12	3	73	160	2.5	2.6 = 120
24 97°	12^{23}	6 5	362 5	12	3	73	160	1,5	1.8 = 82
24 95°	8^{57}	6.5	383	12	3	73	160	20 5	1 = 46
24.9°	11^{35}	6,5	383	12	3	73	160	0	0

Tabelle III. (9.—10. VIII. 15.)

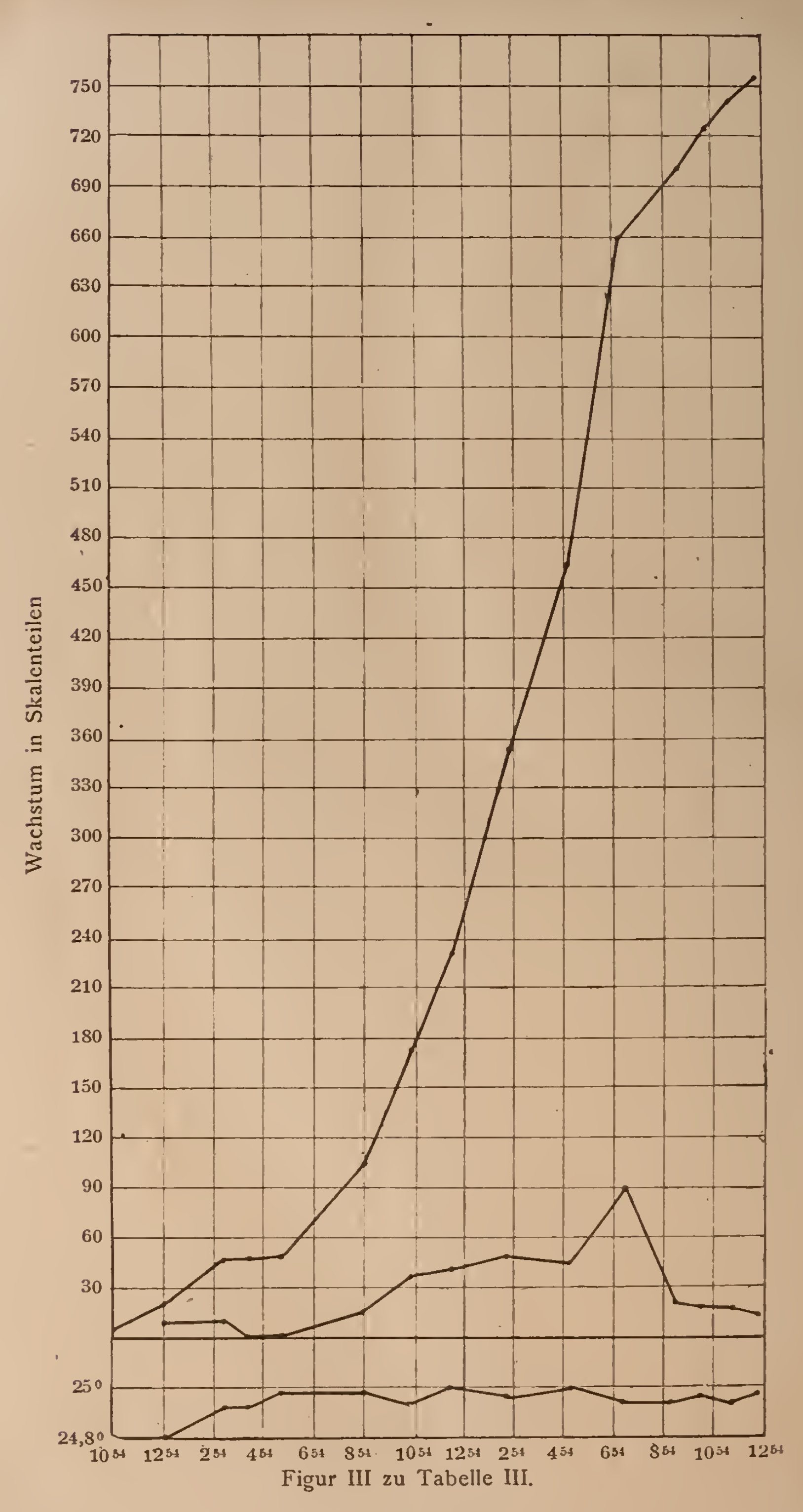
Temperatur	Zeit	Sporangium	Träger mit markierten Strecken I — Basis: Ansatz zur Köpfchenbildung	I	II	III	Basis	Zuwachs des Trägers: gemessen in Skalenteilen	berechnet pro Stunde 1 Skalentl. = 46 Mikr. (Skalentl. Mikron)
24,8°	10^{51}	.	4	73	52	100	75	0	0
24,8°	12^{51}	.	20	73	52	100	75	16	8 = 368
24.93°	3^{20}	6	47.5	73	52	98	75	27,5	10.6 = 488
24,93°	4^{26}	8.5	47,5	73	52	100	75	0	0
24.98°	5^{38}	9	49	73	52	99	75	1,5	1 3 = 60
24 98°	8^{51}	9	104	73	52	99	75	55	17.1 = 787
24 93°	10^{39}	9	169	73	52	99	75	65	36.1 = 1661
25°	12^{14}	9	232	73	52	99	75	63	39.8 = 1835
24,96°	2^{39}	9	353,5	73	52	99	75	121,5	50.3 = 2314
25°	5^{7}	9	464	73	52	99	75	110,5	44.8 = 2060
24 95°	7^{20}	9	661	73	52	99	75	197	88,9 = 4089
24 95°	9^{24}	9	700	73	52	99	75	39	18 9 = 869
24,96°	10^{35}	9	723	73	52	99	75	23	19,1 = 879
24 93°	11^{38}	9	742	73	52	99	75	19	18.1 = 833
24,98°	12^{30}	9	756	73	52	99	75	14	13,8 = 635

Tabelle IV. (9.—10. VIII. 15.)

Temperatur	Zeit	Fruchtträger: Sporangium	Fruchtträger: Träger mit markierten Strecken I — III (Basis): I	II	Basis	Zuwachs des Trägers: gemessen in Skalenteilen	Zuwachs des Trägers: berechnet pro Stunde 1 Skalentl. 46 Mikr.: Skalentl.	Mikron
24,8°	10^{50}	0	92	124	93	0	0	
24,8°	12^{53}	6	94	124	93	2	1 =	46
24 93°	3^{32}	9,5	95,5	124	93	1,5	0,6 =	28
24 93°	4^{30}	10	100	123	93	4,5	4,6 =	212
24,93°	5^{42}	10	111,5	124	93	11,5	9,6 =	442
24 93°	8^{57}	10	179	124	93	67,5	20 8 =	957
25°	10^{44}	10	234	123,5	93	55	30,8 =	1417
25°	12^{19}	10	290	123	93	56	35,4 =	1628
25°	2^{50}	10	392	124	93	102	40 5 =	1863
25°	5^{15}	10	469	124	93	77	31,9 =	1467
24,95°	7^{40}	10	540 5	124	93	71,5	29,6 =	1362
24,95°	9^{26}	10	570 5	124	93	30	17 =	782
24 96°	10^{37}	10	583,5	124	93	13	11 =	506
24,93°	11^{39}	10	587	124	93	3,5	3 4 =	156
24,98°	12^{40}	10	591	124	93	4	3,9 =	179



Figur II zu Tabelle II.



Figur III zu Tabelle III.

Tabelle V. (13.—14. VIII. 15.)

Temperatur	Zeit	Sporangium	Fruchtträger: Träger mit markierten Strecken I — VII (Basis)							Zuwachs des Trägers: gemessen in Skalenteilen	Zuwachs des Trägers: berechnet pro Stunde 1 Skalentl. = 46 Mikr.	
			I	II	III	IV	V	VI	VII		Skalentl.	Mikron
24,98°	11^{5}	2	33	31	94	61	31	73	42	—	—	
25°	12^{1}	5	38	31	95	.	.	.	.	5	0,9 =	41
25,04°	1^{6}	7	39	31	95	.	.	.	.	1	0	
25,05°	2^{14}	10	39	31	95	.	.	.	.	0	0	
25 06°	3^{12}	11	39	31	95	.	.	.	.	0	0	
25,06°	4^{10}	12	38	31	94	.	.	.	.	0	0	
25 06°	5^{8}	12	39	31	94	.	.	.	.	0	0	
25,07°	6^{6}	12	44	31	94	.	.	.	.	5	5,2 =	239
25 01°	9^{2}	12	77	31	94	.	.	.	.	33	11,3 =	515
25,02°	10^{7}	12	89	31	94	.	.	.	.	12	11,1 =	511
25 03°	11^{12}	12	100 5	31	94	.	.	.	.	11,5	10,6 =	488
25,02°	12^{8}	12	107	31	94	.	.	.	.	6.5	7 =	322
25,05°	1^{18}	12	120,5	31	94	.	.	.	.	13 5	11,6 =	534
25,05°	2^{27}	12	141	31	94	.	.	.	.	20,5	17,8 =	819
25,05°	3^{39}	12	161	31	94	.	.	.	.	20	17 =	782
25°	4^{53}	12	193,5	31	94	.	.	.	.	32 5	26 4 =	1214
25,03°	6^{4}	12	221	31	94	.	.	.	.	27.5	23,2 =	1067
25 02°	7^{7}	12	242	31	94	.	.	.	.	21	20 =	920
25 01°	8^{4}	12	260	31	94	.	.	.	.	18	19 =	874
25°	9^{5}	12	278	31	94	.	.	.	.	18	17,7 =	814
25 05°	10^{9}	12	304	31	94	.	.	.	.	26	24.4 =	1122
25°	11^{7}	12	319	31	94	.	.	.	.	15	15.5 =	713
25°	12^{8}	12	333	31	94	.	.	.	.	14	13.8 =	635
?	1^{1}	12	350	31	94	.	.	.	.	17	19,2 =	887

Bemerkung: Die Strecken IV, V, VI u. VII wurden nur anfangs gemessen, da diese Strecken, wie aus der Arbeit zu ersehen ist, unverändert bleiben. Es wurden auf diese Weise ein rascheres Messen ermöglicht und die Einwirkung des roten Beobachtungslichtes zweckmäßig verkürzt.

II.

Die Beziehungen zwischen Temperatur und Wachstum.

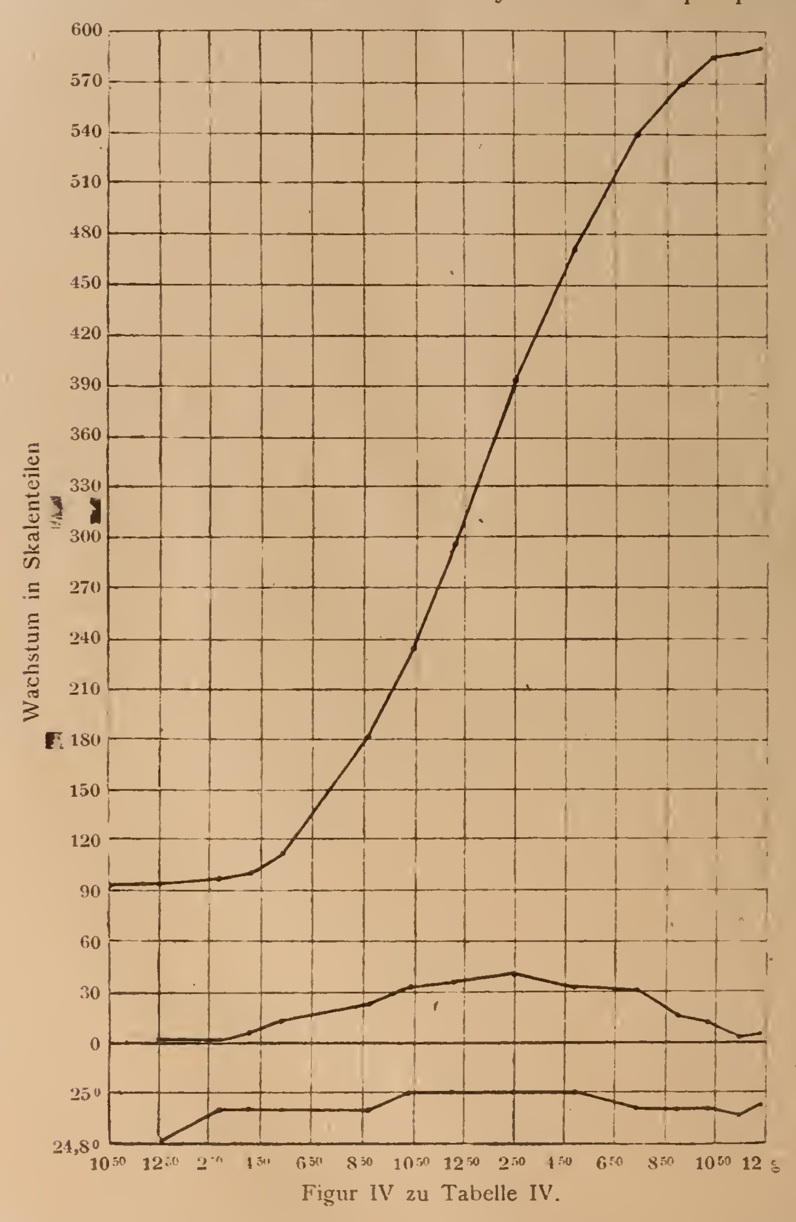
Diese Versuche umfassen makroskopische Wachstumsmessungen innerhalb der Temperaturgrenzen der Sporangienträger des Pilzes und mikroskopische Messungen bei plötzlich veränderter Temperatur. Sie wurden in drei Dunkelzimmern von Ende Februar bis Mitte November 1917 ausgeführt. Von 2 nebeneinanderliegenden Dunkelzimmern diente eines zur Aufzucht und Präparation, die beiden anderen für die Messungen.

A. Die Temperatur-Wachstumskurve.

Diese Temperaturversuche wurden Ende Februar 1917 begonnen und im November 1917 beendigt. Sie enthalten die achtstündigen Zuwachse vieler Sporangienträger bei verschiedenen Temperaturen innerhalb der Grenzen ihrer Wachstumsfähigkeit.

1. Vorbehandlung.

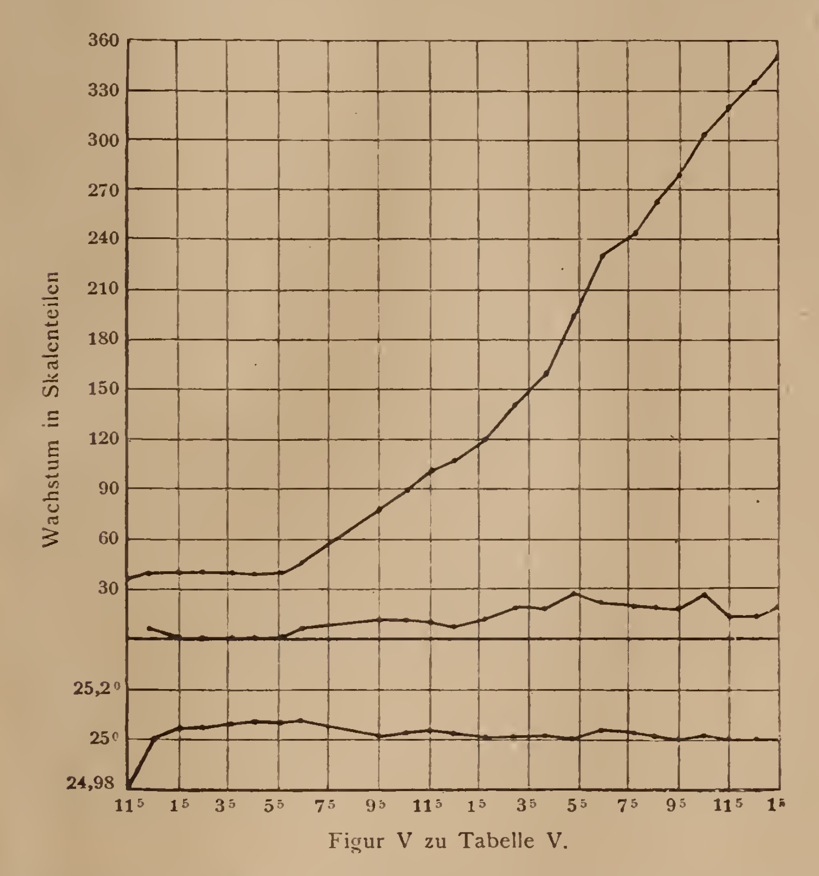
Für diese makroskopischen Messungen standen immer 5—6 Serien mit je 8—12 Kulturen unter Pappzylinder im Dunkelzimmer. Die nunmehr etwas kleineren zylindrischen Gipstöpfchen



Figur IV zu Tabelle IV.

waren 5 cm hoch und maßen $1^1/_2$ cm im Durchmesser. Sie wurden mit feingemahlenem Brot gefüllt und wie S. 416 beschrieben weiterbehandelt. Die Aufstellung der Kulturen mußte so geregelt sein,

daß für jeden Tag eine neue Serie zum Versuch bereit stand. Die Anzahl der Kulturen mußten mit dem Steigen der Temperatur in den Versuchen allmählich vermehrt werden. Denn während z. B. bei einer Temperatur von 10 Grad eine und dieselbe Kultur nach jedesmaligem Abschneiden wiederholt (2- und 3mal) verwendet werden kann, sind bei Temperaturen über 22 Grad die Kulturen nur einmal zu verwenden, da dann der schädigende Einfluß der hohen Temperatur (vgl. S. 438) bereits anfängt sich geltend zu machen. Die Temperatur in den Dunkelzimmern



Figur V zu Tabelle V.

konnte vom 8. März 1917 ab nicht mehr reguliert werden, da wegen Kohlenmangels nicht mehr geheizt wurde. Die Kulturen wuchsen bis zum 8. März bei 18—20 Grad. Von da ab fiel die Temperatur innerhalb 8 Tagen auf 13 Grad und schließlich auf 10 Grad, um im Mai wieder von 16 auf 20 Grad zu steigen. Von Mai bis Juli betrug die Temperatur 20—22 Grad. Von September bis Oktober wurde der Pilz die Nacht vor dem Versuch bei Temperaturen zwischen 20—24 Grad gezogen, um den Übergang in den auf höhere Temperaturen eingestellten Thermostaten nicht so schroff zu gestalten. Diese Temperaturschwankungen bei der

Aufzucht des Pilzes konnten jedoch kaum Unregelmäßigkeiten in die Versuche selbst bringen, da das Sinken bzw. Steigen der Temperatur immer ganz allmählich eintrat.

Für diese Versuche wie für alle folgenden konnte nur das 3. Stadium der großen Wachstumsperiode in Betracht kommen; denn nur in diesem Stadium ist das Wachstum bei größter Wachstumsgeschwindigkeit länger als 8 Stunden annähernd konstant.

Zur Gewinnung kräftiger, möglichst gleichaltriger Exemplare wurden die ersten Sporangienträger ca. 24 Stunden vor dem Isolieren gleichmäßig abgeschnitten. Auf diese Weise erhielt man z. B. nach 24 Stunden bei 18—20 Grad Träger, welche meist noch in der Sporangiumbildung waren, also noch im 2. Stadium der großen Wachstumsperiode. War die Temperatur niedriger, z. B. 15 Grad, so mußte das Abschneiden 1—2 Stunden früher besorgt werden, damit die Träger bei der jetzt geringeren Wachstumsgeschwindigkeit, wenn erforderlich, bis zur Isolierung dasselbe Stadium erreichten. Aber auch trotz gleichmäßigen Schnittes konnten die nach 24 Stunden herangewachsenen Sporangienträger um mehrere Stunden im Alter differieren, denn im Moment des Abschneidens stehen schon wieder in Furchen und Spältchen der Brotmasse junge Träger, welche mit der Schere nicht zu erreichen sind, während andere erst aus den Hyphen sprossen. Da die Wachstumsgeschwindigkeit in diesem Entwickelungsstadium noch sehr gering ist, werden also immer Träger vorhanden sein, deren Alter um mehrere (5—6) Stunden differiert, trotzdem die ganze Kultur sehr gleichmäßig entwickelt zu sein scheint. Diese Altersdifferenz möglichst zu beseitigen war beim Isolieren von Wichtigkeit.

2. Das Isolieren der Träger.

Besondere Sorgfalt wurde auf die Isolierung der Träger im geeigneten Entwicklungsstadium verwendet. Letzteres muß so gewählt werden, daß die Mitte der achtstündigen Versuchszeit und das Maximalwachstum des Trägers in der dritten Periode möglichst zusammenfallen. Nur in diesem Falle können die Zuwachse verschiedener Temperaturen miteinander verglichen werden, da stärkere Verschiebungen des Maximalwachstums gegen den Anfang oder das Ende der Versuchszeit zu kleine Zuwachse ergeben würden. Niedrige Versuchstemperaturen erforderten dementsprechend ältere, weiterentwickelte Träger als hohe Versuchstemperaturen. Für Versuche zwischen 0 u. 7 Grad wurden z. B. die Träger so isoliert, daß sie am folgenden Morgen zu Anfang des Versuches 40—50 mm maßen, da man bei der Wahl eines zu jungen Exemplars fürchten mußte bei der geringen Wachstumsgeschwindigkeit zwischen 0 u. 7 Grad überhaupt keinen meßbaren Zuwachs zu erhalten.

Mit dem Steigen der Temperatur in den einzelnen Versuchen wurden allmählich immer jüngere Exemplare isoliert. Bei den Versuchstemperaturen zwischen 24 und 28 Grad maßen z. B. die

Träger zu Anfang des Versuchs meist 30—35 mm. Doch ist zu bemerken, daß die Länge des Trägers nicht etwa ein untrügliches Kriterium für sein Alter und seine Wachstumsgeschwindigkeit gibt, da ja auch die Endlängen der einzelnen Exemplare verschieden sind und, trotz gleicher Versuchsbedingungen, nach verschiedenen Zeiten erreicht werden. Den besten Anhaltspunkt für die Beurteilung der Entwickelung bietet die Sporangiumbildung des II. Stadiums der großen Periode. Da in diesem 4—6stündigen Stadium sowohl Träger ohne als mit Sporangien samt allen Zwischenstadien der Sporangiumbildung (makroskopisch leicht zu unterscheiden) vorhanden sind, können bei der Isolierung einige Stunden zu frühen oder zu späten Abschneidens der Kultur keine Rolle spielen; man wird immer ein geeignetes Exemplar finden, solange das II. Stadium nicht in der ganzen Kultur überschritten ist. Von hier aus wurde deshalb isoliert bald zu Beginn, bald am Ende dieses 4—6stündigen Entwicklungsstadiums, wie es die jeweilige Versuchstemperatur erforderte. Auf diese Weise wurden auch die (S. 434 erwähnten) störenden Altersunterschiede zwischen den Trägern einer Serie möglichst beseitigt.

3. Versuchsanordnung.

Da vorausgegangene Wachstumsmessungen bei plötzlichen Temperaturunterschieden von 10—14 Grad ergeben hatten, daß sich das Wachstum schon nach ungefähr $^1/_4$ Stunde auf die neue Temperatur einstellt, konnten die Versuchsexemplare direkt nach dem Überbringen in die Versuchstemperatur gemessen werden. Die Versuche bei Temperaturen von 0—7 Grad wurden in einem Eiskasten gemacht, diejenigen bei Temperaturen von 7—23 Grad direkt in den geheizten bzw. ungeheizten Dunkelzimmern, von 23 Grad ab dagegen im Thermostaten.

Um auch möglichst konstante niedrige Temperaturen zu erhalten, wurde eine Art Kochkiste benutzt; die Kulturen kamen in eine Glasküvette, welche hohl in einer zweiten stand. Der Hohlraum wurde mit Eis gefüllt. Diese Küvette stand in einer größeren Holzkiste, der Hohlraum zwischen Küvette und Holzkiste war dicht mit Holzwolle ausgefüllt. Das Ganze wurde mit einem Holzdeckel geschlossen, in dessen Mitte ein Thermometer die Mitte der Küvettentiefe erreichte. Für Temperaturen von 0—3 Grad wurden Kältemischungen von Eis und Viehsalz verwendet. In die Eisküvette kamen die bei 20—22 Grad aufgezogenen Kulturen in einem Zinkblechkästchen auf einen Backstein. Vor und nach dem Einstellen wurde die Temperatur abgelesen und das Mittel als Anfangstemperatur notiert. Das Einstellen der Kulturen konnte sehr rasch geschehen. Die Temperaturen zu Anfang und am Ende eines 8stündigen Versuches differierten um ca. 1 Grad. Diese verhältnismäßig starke Schwankung kann jedoch in diesem Falle kaum ins Gewicht fallen, da von 0—7 Grad die Wachstumsgeschwindigkeit der Sporangienträger noch sehr gering ist und bei der angewandten Meßmethode die feinen dadurch hervorgerufenen Wachstumsunterschiede nicht zur Geltung kommen können.

Die bei 7—22 Grad gemessenen Träger wuchsen frei im Dunkelzimmer. Die Temperaturdifferenz zu Anfang und am Ende eines Versuchs betrug gewöhnlich einige Zehntelgrade, ausnahmsweise 1,3 Grad.

Für die Messungen bei Temperaturen von 23—36 Grad diente der bereits beschriebene elektrisch regulierbare, sehr konstante Thermostat, in welchem eine Temperatur bis zu 40 Grad zu erreichen war.

4. Das Messen.

Die auf Seite 440 abgebildete Kurve ist gewonnen aus Messungen an 135 Kulturserien mit 889 Sporangienträgern. Es wurden also durchschnittlich 6 Individuen pro Versuch gemessen. In Wirklichkeit betrug jedoch die Anzahl der für die Versuche isolierten Sporangienträger weit über Tausend, da von den 10 bei jedem Versuch verwendeten Trägern manchmal einige beim Messen berührt wurden, oder bei den höheren Temperaturen nicht gut wuchsen oder zu alt waren. Überdies hatte ich im Sommersemester 1917 lange Zeit gegen schlechtes Wachstum meiner Kulturen zu kämpfen. Wochenlang ergaben die Messungen so auffallend geringe Werte, daß sie nicht zu brauchen waren. Der Grund ist vielleicht in dem damals schlechten, oft schimmeligen Kriegsbrot zu suchen.

Vor und nach dem achtstündigen Versuch wurde jeder Träger mittels Zirkel gemessen.

Anfänglich geschah das Messen nach ein oder zwei Stunden bei rotem Licht. Von dieser Methode wurde jedoch bald abgesehen; denn das Messen bei rotem Licht erschwert die Arbeit in diesem Falle bedeutend, einmal, weil bei öfterem Messen die Gefahr des Berührens der Träger erhöht wird, und dann, weil die Genauigkeit der Beobachtung leidet. Die nur 5 Minuten währende Belichtung konnte unmöglich zu Fehlern Anlaß geben, welche nach 8stündigem Dunkelstehen der Pflanze bei der primitiven Art des Messens merklich geworden wäre. Während der Messung standen die Kulturen zur Vermeidung phototropischer Krümmungen direkt unter der Lampe. Bis zur zweiten Messung rotierten die Kulturen auf dem Pfefferschen Klinostaten. Kurz vor der jedesmaligen Messung wurde die Temperatur notiert.

5. Berechnung der Kurvenwerte.

Jede Messung nach 8stündigem Versuch ergab eine Tabelle ähnlich der folgenden vom 29. 6. 17:

Zeit	Temperatur	Trägerlängen der Kulturen I—IX								
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
8^{55}	21,7°	40	31,5	30,3	32,7	32	32,5	36	35	39
4^{55}	21,96°	59,5	45,3	48,5	47,7	45,7	46,3	53,5	51,5	61,8
8stünd. Zuwachs		19,5	13,8	18,2	15	13,7	13,8	17,5	16,5	22,8

In der 1. Horizontalreihe unter den römischen Ziffern, welche die Kulturnummern bezeichnen, finden wir die Anfangslänge des betreffenden Sporangiumträgers in Millimetern um 8^{55}, in der zweiten Reihe die dazugehörigen Endlängen um 4^{55}. Die 3. Reihe gibt den daraus berechneten Zuwachs jedes einzelnen Trägers. Der mittlere Zuwachs bei einer durchschnittlichen Temperatur von 21,83° berechnet sich aus dieser Tabelle pro 8 Stunden zu 16,8 mm.

Aus 135 solchen Tabellen wurden die Mittelwerte für Temperatur und Zuwachs berechnet und mit steigender Temperatur nach folgendem Beispiel in Gruppen geordnet.

Temperatur	Mittlerer 8stünd. Zuwachs	Anzahl der gemess. Träger
24,25°	20,3 mm	10
21.5°	15.9 „	9
21.55°	16 6 „	5
21,83°	16.8 „	9
22 2°	16,9 „	11
22 3°	18 „	7
22,3°	15,5 „	6

Nach diesen Tabellen wurden die endgültigen Temperatur- und Zuwachsmittelwerte für die Kurve bestimmt. Obige Tabelle ergibt z. B. einen mittleren Zuwachs von 17,2 mm bei einer mittleren Temperatur von 21,85 Grad.

Zusammengehörige Temperatur- und Zuwachswerte in ein Koordinatensystem eingetragen bilden die Kurve S. 440.

Eine Zusammenstellung der für die Kurve berechneten Mittelwerte enthält Tabelle VI.

6. Ergebnis.

Wie die Kurve Seite 440 zeigt, wachsen die Sporangienträger von *Phycomyces nitens* nur bei Temperaturen über 0 Grad und unter 34 Grad. Trotz ständiger Zunahme des Wachstums bis zum Optimum bei ca. 28—29 Grad tritt schon bei ungefähr 15 Grad eine merkliche Verflachung der Kurve ein, welche auf eine relative Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit deutet.

Bei 0 Grad und 34,2 Grad erhält man auch im Laufe von 24 Stunden keinen Zuwachs, obwohl bei 33 Grad das Wachstum noch ziemlich erheblich ist. Die Kurve fällt also sehr steil ab. Bringt man aber Kulturen, welche 8 Stunden bei — 0,5 Grad gehalten wurden, wieder in Zimmertemperatur zurück, so wachsen sie von neuem weiter. Ein Träger, der z. B. bei — 0,5 Grad vor und nach achtstündigem Versuch 50,3 mm lang war, maß am folgenden Morgen, also ca. 15 Stunden nach dem Versuch, 75 mm, ein Zeichen, daß weder Träger noch Myzel durch die Versuchstemperatur getötet waren, sondern sich im Zustand der Kältestarre befanden. Genau von der Höhe 50,3 mm an war der Träger aber krumm gewachsen. Mit diesem Beispiel soll

übrigens nicht gesagt sein, daß diese makroskopischen Messungen auf Zehntelmillimeter genau sind, was ja auch bei dieser primitiven Art des Messens nicht zu erwarten ist. Es kam sogar vor, daß ich z. B. bei der 2. Messung einen um 1 mm kleineren Wert fand, ein Zeichen, daß der Träger nicht gewachsen und meine Messung um 1 mm ungenau war. Mit größeren Fehlbeträgen ist kaum zu rechnen. Dieser mögliche Versuchsfehler macht sich natürlich dann stärker geltend, wenn der Zuwachs sehr gering ist. Aus diesem Grunde müssen die Versuche bei niedriger Temperatur weniger genau sein. Bei 2,5 Grad betrug der 8stündige Zuwachs ca. 1 mm.

Bei 36 Grad, wo die Träger nicht mehr gewachsen waren und die Sporangien zum Teil geknickt am Träger hingen, konnte man im durchscheinenden Lichte an vielen Stellen stark zusammengedrängte Plasmamassen mit bloßem Auge erkennen. Sehr junge Träger hatten zum Teil außergewöhnlich große Sporangien. Die bei 36 Grad beobachteten Sporangienträger wuchsen auch außerhalb des Thermostaten nicht mehr weiter. Dagegen kamen neue Exemplare nach; das Myzel war nicht getötet. Man kann also in diesem Falle nicht von einer Wärmestarre des Trägers reden.

Bei 35 Grad wurde kein derartiger Versuch gemacht, aber ich bin überzeugt, daß auch hier der Träger nach 8stündigem Aufenthalt in dieser Temperatur sich nicht mehr erholt. Das Aussehen der bei 34,2 Grad gemessenen Träger sprach zu deutlich dafür.

Versuche, durch allmählichen Übergang in die hohe Temperatur noch Zuwachs zu erhalten, schlugen fehl. Die Kulturen kamen z. B. aus einer Temperatur von 21—24 Grad in den Thermostaten und standen dort zu Anfang des Versuches $^1/_2$ Stunde bei geöffneter Türe, so daß das Thermometer von 36 auf 33 Grad sank und erst nach einer weiteren Stunde die Anfangstemperatur wieder erreicht war. Auch bei dieser Behandlung wurden die Sporangienträger getötet.

Bei einem weiteren Versuch wurde am Abend vorher eine in Wasser stehende tubulierte Glasglocke, welche mit Filtrierpapier ausgelegt war, in den Thermostaten gestellt und am nächsten Morgen die Kulturen darunter gestellt. Aber auch so war kein Zuwachs zu erzielen.

Weder durch allmählichen Übergang in die höhere Temperatur noch durch Vermeidung übermäßiger Transpiration konnten also die Träger bei 36 Grad lebend erhalten werden.

Im Verlaufe der Versuche machte ich die Beobachtung, daß die Sporangienträger im allgemeinen bei niedriger Temperatur besser gedeihen als bei hoher. Die Träger werden kräftiger. Bei Temperaturen von 15—18 Grad sahen meine Kulturen am besten aus.

Je höher die Temperatur, desto schwieriger wird es gerade wachsende Träger zu erzielen. Bei Temperaturen über 20 Grad aufwärts beginnt die Schwierigkeit.

Schon bei 23 Grad häufen sich die Krümmungen, welche manchmal mit Plasmastauungen in der Nähe der Wachstumszone verbunden sind.

Zwischen 24 und 27 Grad waren die Krümmungen besonders stark. Dabei machte ich folgende Beobachtung:

Im April kamen z. B. Kulturen aus einer Temperatur von 15 Grad in den absolut lichtdichten Thermostaten bei 26 Grad. Nach 8 Stunden waren die Träger vielfach gekrümmt und infolgedessen nicht zu messen. Im September und Oktober dagegen, als die Versuchstemperaturen zwischen 27 und 29 Grad lagen und die Träger aus einer Temperatur von 21—24 Grad in den Thermostaten kamen, hatte ich in dieser Hinsicht auffallend wenig Schwierigkeit.

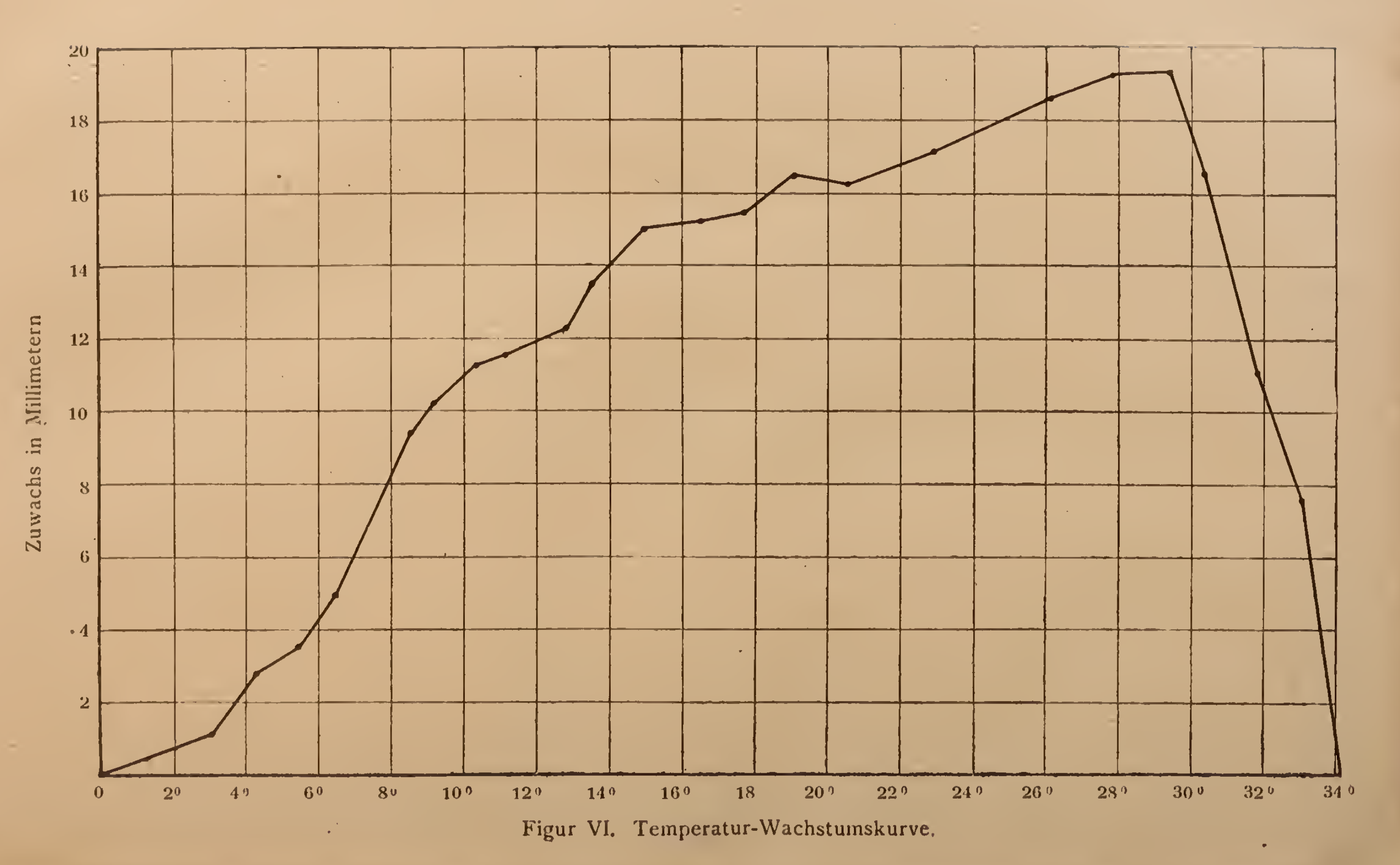
Ich schloß daraus, daß die große Temperaturdifferenz nach dem Übertragen in den Thermostaten zu Anfang des Versuches und die damit verbundene einseitige Wärmewirkung im Thermostaten die Krümmung verursachte, daß aber bei geringerer Temperaturdifferenz die einseitige Wärmewirkung verloren ging.

Die erstere Möglichkeit ist nicht abzuweisen, wenngleich auch andere Einflüsse dabei eine Rolle zu spielen scheinen, da die Krümmungen oft nicht gleich gerichtet waren. Das auffallende Ausbleiben der Krümmungen aber bei Temperaturen zwischen 27 und 29 Grad halte ich heute für eine Erscheinung thermotropischer Indifferenz der Sporangienträger bei einer Temperatur von ca. 28 Grad. Dafür sprechen später angestellte thermotropische Versuche. (Vgl. S. 468.)

Auch Talma (1917) fiel bei seinen Versuchen mit *Lepidium sativum* auf, daß die Wurzeln dieser Pflanze bei höherer Temperatur sich leicht krümmen. Er sagt S. 27:

„Auffallend war, daß bei niedrigen Temperaturen stets alle Pflanzen gerade blieben, während bei höheren Temperaturen (über 30 Grad Celsius) meist einige krumm wuchsen, so daß sie nicht gemessen werden konnten."

Mit der erhöhten Temperatur bis zum Optimum variiert aber auch die Wachstumsgeschwindigkeit viel mehr, als bei niedrigen Temperaturen. Ich mußte dann häufiger Träger vom Versuch ausschalten, weil ihr geringer Zuwachs in gar keinem Verhältnis zu dem der übrigen Träger stand. Diese Temperaturen erforderten deshalb viel mehr Beobachtungsmaterial und waren mit viel Mühe verbunden. — Nach dem Überschreiten des Optimums macht sich ungefähr von 30 Grad an ein sehr starkes Sinken des Wachstums geltend. Die ganze Kultur trägt dann schon die Anzeichen des kommenden Zerfalls, der mit dem Steigen der Temperatur immer deutlicher wird und sich besonders darin kundgibt, daß die nach dem Isolieren nachgewachsenen jüngeren Träger nicht mehr wachsen und mit ihren vorzeitig bräunlichgelb gewordenen Sporangien für den darauf eingeübten Beobachter krankhaft aussehen.



Figur VI. Temperatur-Wachstumskurve.

Tabelle VI.

Temperatur	Achtstündiger Zuwachs in Millimetern	Anzahl der gemessenen Träger
0°	0	7
2,8°	1,1	24
4,3°	2,7	23
5,6°	3 6	25
6 5°	4 9	23
8,6°	9,6	16
9.4°	10,3	34
10.4°	11.3	29
11,3°	11 6	33
12 8°	12.2	52
13 6°	13 6	46
14.9°	14,9	48
16.5°	15,1	42
17,8°	15 4	49
19,1°	16 4	61
20.6°	16,3	44
22.75°	17 1	80
26 3°	18,6	45
28°	19.4	70
29 4°	19 5	64
30 38°	16,5	20
31,73°	11	39
33°	7,6	22
34,2°	0	4

B. Der Einfluß plötzlichen Temperaturwechsels auf das Wachstum der Sporangienträger.

1. Vorbehandlung.

Diese mikroskopischen Wachstumsmessungen wurden Anfangs Februar begonnen. Bezüglich Temperaturbedingungen und Isolierung der Träger verweise ich auf die Versuche S. 433 ff.. Wie dort wurden auch hier nur Träger im 3. Stadium der großen Wachstumsperiode verwendet und am Abend vor dem Versuchstag isoliert. Die Träger kamen jedoch direkt nach der Isolierung in den Versuchsraum. Die Pflanze stand also zu Beginn der Messung schon die Nacht über in derselben Temperatur. Auf diese Weise genügten zu Beginn des Versuchs wenige viertelständliche Messungen zur Feststellung der jeweiligen Wachstumsgeschwindigkeit.

2. Versuchsanordnung.

Am Abend vor dem Versuch wurde ein kräftiger Sporangiumträger im Stadium der Köpfchenbildung oder auch etwas weiter entwickelt isoliert und in den Versuchsraum gebracht. Die Kultur stand in einem Gefäß mit feuchtem Sand fest verankert. Das Gefäß kam zur Vermeidung ungleicher Einwirkung der Temperatur auf entgegengesetzten Flanken des Trägers auf die horizontale Scheibe eines Pfefferschen Klinostaten, so daß sich der Träger im Mittelpunkt der Klinostatenachse befand und sich beim

Rotieren der Scheibe nicht aus dem Gesichtsfeld entfernen konnte. Der Scheitel des Köpfchens stand zu Beginn des Versuches auf dem Nullpunkt der Skala. In einer Entfernung von ca. $1^1/_2$ m vom Versuchsobjekt stand eine rote photographische Lampe, welche zur Zeit der Beobachtung ca. 1—2 Minuten eingeschaltet wurde. Die Beobachtungen erfolgten gewöhnlich nach Intervallen von 15 Minuten. Nach der Mittagspause wurde der Zuwachs während dieser Zeit notiert und zur Ermittlung der Wachstumsgeschwindigkeit dieser Zeit noch einige Male gemessen, ehe die Kultur in einen Raum mit höherer bzw. niedrigerer Temperatur gebracht wurde.

Es standen mir zwei Klinostaten zur Verfügung. Sie wurden auf ruhigen Gang in gleicher Horizontalebene geprüft. Versuchsfehler durch den Gang des Apparates veranlaßt waren also ausgeschlossen. Zum Messen aber wurde immer ein und dasselbe Horizontalmikroskop benützt; die Vergrößerung war eine 9,5fache. Das Transportieren von einem Dunkelzimmer in das andere oder in den Thermostaten und das Neueinstellen des Mikroskops erforderte gewöhnlich eine Unterbrechung der Beobachtung von ca. 15 Minuten. Die mikroskopischen Messungen bei Temperaturen über 20 Grad wurden im Thermostaten gemacht, da zu jener Zeit die Dunkelzimmer nicht mehr geheizt werden konnten. Diese Messungen waren besonders schwierig, da viele Träger wegen Krümmung nach einiger Zeit nicht mehr zu messen waren. Der Klinostat konnte nicht in den Thermostaten gestellt werden, da der Raum darin nicht genügte. Einen anderen geeigneten Apparat mit Horizontaldrehung zu erhalten, war in der Kriegszeit nicht möglich. Man mußte deshalb trachten, durch sonstige Versuchsanordnung Krümmungen nach Möglichkeit auszuschalten. Während z. B. bei den ausschließlich in den Dunkelzimmern gemessenen Trägern die Beobachtung bei der höheren Temperatur den Anfang und den Schluß jeden Versuches bildeten (Tabelle 25, S. 462), wurde bei den Versuchen, welche zum Teil im Thermostaten gemacht wurden, die Beobachtung bei höherer Temperatur in die Mitte des Versuches verlegt (Tabelle 25, S. 463). Auf diese Weise war nur ein einmaliges Beobachten im Thermostaten nötig, während im ersteren Falle zweimal im Thermostaten zu messen gewesen wäre und der Aufenthalt dort sich so verlängert hätte. Trat die Krümmung in einer Ebene parallel zur Ebene der Objektivlinse ein, so wurde trotzdem weiter gemessen; nur bei Krümmungen vom oder zum Mikroskop wurde das Messen unmöglich. In einigen Fällen wurde dann die Kultur nach der Ablesung etwas gedreht und das Mikroskop neu eingestellt. Das Öffnen des Thermostaten war dann natürlich mit erneuter Temperaturschwankung verbunden.

Die nur einmalige Beobachtung im Thermostaten war auch insofern vorteilhaft, als man weniger damit zu rechnen hatte, daß die Träger bei der hohen Temperatur infolge lang andauernder großer Wachstumsgeschwindigkeit vorzeitig alterten und nicht mehr zu messen seien.

Der am Abend isolierte Sporangiumträger wurde am folgenden Morgen bei der geschilderten Versuchsanordnung gemessen. Die daraus resultierenden Tabellen sind S. 450—461 zu finden.

Im Zusammenhang mit diesen Versuchen interessierte auch die Frage:

Erreichen schließlich die bei höherer Temperatur gewachsenen Sporangienträger eine größere endgültige Länge, als die in niedriger Temperatur gezogenen?

Zur Beantwortung dieser Frage wurde von 10 Kulturen die erste Serie der Sporangienträger abgeschnitten und die eine Hälfte der Kulturen in den Eisschrank gebracht, die andere im Dunkelzimmer in Wasser stehend aufgestellt. Genauere Versuchsangaben enthält folgende Tabelle:

Im Eisschrank		Im Dunkelzimmer		Beobachtung nach
Temperatur	Trägerlänge	Temperatur	Trägerlänge	
5°	4,6 mm (noch ohne Sporangium)	22°	1. Serie 33 mm 2. „ 12 „ (im Beginn der Sporangium-Bildung)	24 Stunden
5°	11 mm (Beginn der Sporangium-Bildung)	21,8°	1. Serie 60 mm x. „ 15,5 mm	48 Stunden
5°	1. Serie 14 mm	22°	1. Serie 70—75 mm (alt) y. Serie 13 mm	72 Stunden
5,3°	1. Serie 25—30 mm 2. „ 14—17 „	—	—	96 Stunden
5°	1. Serie 44—52 mm 2. „ 16—19 „	—	—	118 Stunden
5°	1. Serie 61—68 mm 3. Serie 16 mm	—	—	142 Stunden
5°	1. Serie 69,5—73 mm 3. Serie 19 mm	—	—	166 Stunden

Zu dem Wachstum der Träger im Dunkelzimmer bei 22 Grad ist zu bemerken:

Die Wachstumsgeschwindigkeit ist so groß, daß mit jedem neuen Tag (wie nach den beiden in den 24 ersten Stunden frisch gewachsenen Trägerserien zu vermuten ist) zwei neue Trägerserien erscheinen. Schon nach 48 Stunden wird auf diese Weise die Serienfolge so verwischt, daß nur noch die Länge der ältesten ersten Serie mit schwarzen Köpfchen und die der jüngsten (mit gelben Köpfchen) mit Sicherheit zu unterscheiden sind.

3. Bemerkungen zu den Tabellen und Versuchsergebnis.

Aus den Versuchen im Eisschrank und im Dunkelzimmer ergibt sich:

Die Träger werden in höherer Temperatur ungefähr ebenso hoch wie in niedriger Temperatur, aber bei höherer Temperatur erreichen sie ihre Endlänge in bedeutend kürzerer Zeit. Zu einer definitiven Höhe von ungefähr 70 mm braucht der Träger bei 21—22 Grad ca. 3 Tage, bei 5 Grad dagegen ca. 7 Tage, vielleicht auch mehr. Der endgültige Wachstumsstillstand ist bei so niedriger Temperatur schwer festzustellen, da beim Messen einer durchschnittlichen Niveauhöhe vieler Träger Messungsfehler von 2—3 mm nicht zu vermeiden sind. Wenn die Träger bei 22 Grad ihre Endlänge von 70 mm erreicht haben, messen die bei 5 Grad gewachsenen nur 14 mm. Erhöhte Temperatur allein bewirkt also keine Verlängerung der Sporangienträger. Wärme und Feuchtigkeit zusammen dagegen können eine Veränderung in diesem Sinne hervorrufen (d. h. in bezug auf das 1. Entwicklungsstadium). Brachte ich nämlich Kulturen mit Trägern noch ohne Sporangien unter eine mit Filtrierpapier ausgelegte tubulierte Glasglocke in einen Untersatz mit Wasser bei einer Zimmertemperatur von 24 Grad, so hatten am nächsten Morgen die meisten Träger noch kein Sporangium gebildet, obwohl sie bereits die gewöhnliche Länge von 12—20 mm bedeutend überschritten hatten. Ich maß z. B. Träger von 5 cm Länge, welche noch gar keine Anlage zum Sporangium zeigten. Erst nach Entfernung des feuchten Filtrierpapiers waren am nächsten Morgen Träger mit fertigen Sporangien zu erzielen. Ob jedoch auf diese Weise auch eine Zunahme der Endlänge erfolgt wäre oder ob lediglich die Sporangiumbildung sich verzögerte, wurde nicht untersucht.

Für die mikroskopischen Messungen wurden der besseren Übersicht halber in Tabelle 24 die zu jedem Versuch gehörenden viertelstündlichen Mittelwerte für Temperatur und Zuwachs aus der Summe der einzelnen Werte eines Temperaturwechsels berechnet. Auf diese Weise ergaben sich für Versuche mit doppeltem Temperaturwechsel drei mittlere Zuwachswerte und Temperaturwerte, bei solchen mit einfachem Temperaturwechsel nur zwei. Durch die Berechnung der Werte aus dem Gesamtzuwachs wurden zugleich die bei geringem Zuwachs ($^1/_{10}$ Skalenteile) unausbleiblichen fehlerhaften Ablesungen korrigiert.

Wie Vogt (1915, S. 201) bei Avenakeimlingen, so fand auch ich bei *Phycomyces* nach plötzlicher Temperaturänderung eine Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit. Während aber in Vogts Versuchen bei plötzlicher Erhöhung der Temperatur (abgesehen von einer plötzlichen kurzen Steigerung und Senkung des Wachstums direkt nach dem Temperaturwechsel) erst nach 30—40 Minuten ein Maximalwachstum erreicht wird und die Wachstumsgeschwindigkeit darnach wieder sinkt, stellen sich die Sporangienträger von *Phycomyces* schon nach ca. $^1/_4$ Stunde auf die neue Temperatur ein und die neue Wachstumsgeschwindigkeit wird stundenlang (solange die erhöhte Temperatur wirkt) beibehalten.

Trotz Wachstumsschwankungen (besonders als Begleiterscheinungen von Krümmungen der Träger im Thermostaten) auch bei konstanter Temperatur tritt die vermehrte oder verminderte Wachstumsgeschwindigkeit bei erhöhter bzw. erniedrigter Temperatur immer zutage. Niemals (außer in Tabelle 15) finden wir nach starkem, plötzlichen Temperaturwechsel denselben oder gar bei erhöhter Temperatur einen geringeren Zuwachs wie vorher und umgekehrt. Tabelle 15 enthält das Wachstum eines vorzeitig gealterten Trägers. Der Einfluß plötzlich erhöhter oder erniedrigter Temperatur zeigt sich schon nach ca. 15 Minuten. Als Beispiel dafür möge die folgende Tabelle dienen:

Zeit		Temperatur	Zuwachs	
9^{22}		10.6	0	Skalenteile
9^{37}		10.6	6	"
9^{52}		10.6	4.3	"
10^{7}		10.6	4.5	"
10^{22}		10.6	4,7	"
10^{30}	15 Min.	25.45	0	
10^{35}		25.55	1.8	7 Skalenteile
10^{40}		25.5	3	
10^{45}		25.66	2,2	
11		25.5	7	

Obige Tabelle wurde deshalb als Beispiel gewählt, weil sie am genauesten den Eintritt erhöhter Wachstumsgeschwindigkeit bei plötzlich erhöhter Temperatur wiedergibt. Während nämlich in den übrigen Versuchen bei einem Temperaturwechsel erst 15 Minuten nach dem Einstellen des Sporangiumscheitels auf den Nullpunkt der Skala der erste Zuwachswert abgelesen wurde, war dies bei diesem Versuche schon 5 Minuten nach dem Einstellen der Fall. Auf diese Weise konnte ermittelt werden, daß die Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit schon früher eintritt, als aus den übrigen Versuchstabellen zu ersehen ist. Nach obigem Beispiel trat die Temperaturreaktion um 10,40 ein, also 18 Minuten nach der letzten Messung im kalten Zimmer, denn um 10,35 finden wir noch einen Zuwachs von 1,8 Skalenteilen (was mit dem berechneten 5-Minutenzuwachs der letzten Messung im kalten Zimmer noch gut übereinstimmt), also noch keinen Extrazuwachs infolge Temperaturerhöhung.

Mit einem zweimaligen Temperaturwechsel wurde anfänglich gearbeitet, um zu erfahren, ob die Pflanze auch auf einen zweiten plötzlichen Temperaturwechsel reagiere und ob vielleicht die zweite Reaktion sich von der ersten unterscheide. Wie z. B. aus den Mittelwerten vom 28. II. 17 der Tabelle 25 ersichtlich ist, könnte man den Versuchen entnehmen, daß in der zweiten Reaktion sich noch eine Nachwirkung der ersten geltend mache. Experimente mit etwas jüngeren und deshalb geeigneteren Sporangienträgern ergaben jedoch die Grundlosigkeit dieser Annahme. Ich werde später (S. 448) noch ausführlicher auf dieses Ergebnis zurückkommen.

Vergleichen wir die durchschnittlichen Wachstumswerte verschiedener Versuche vor und nach plötzlichem Temperaturwechsel miteinander, so finden wir annähernd das gleiche Verhältnis bezüglich der Zunahme bzw. Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit, eine Erscheinung, welche bei einigermaßen regelmäßigem Wachstum nicht weiter erstaunlich ist.. Auffallend dagegen ist, daß dasselbe Zahlenverhältnis auch in anderen Lebensprozessen und selbst bei chemischen Reaktionen wiederkehrt.

Zuerst auf dieses konstante Zahlenverhältnis aufmerksam gemacht, haben Chemiker wie Vernon Harcourt, W. Ostwald und van't Hoff. Nach letzterem wird dieses gesetzmäßige Verhalten als Van't Hoffsche Temperaturregel bezeichnet. Diese Regel besagt, daß eine Erhöhung der Temperatur um etwa 10 Grad eine Verdoppelung bis Verdreifachung der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit bewirkt.

Bezeichnet man also mit Q_{10} den Quotienten, welcher sich ergibt aus den Geschwindigkeiten einer chemischen Reaktion bei einem Temperaturintervall von 10 Grad,

so ist $Q_{10} = 2$ bis 3.

Man hat aus dieser merkwürdigen Übereinstimmung von Lebensprozessen mit chemischen Reaktionen bei zehngradiger Temperaturerhöhung Schlüsse gezogen, welche den Einfluß der Temperatur auf Lebensvorgänge zu erklären suchen. Das Tatsachenmaterial in dieser Richtung ist jedoch verhältnismäßig gering. Eine genauere Prüfung meiner Versuchsergebnisse in diesem Sinne scheint deshalb nicht uninteressant. Vorher möchte ich jedoch noch etwas näher auf die Gültigkeit dieser Regel und die daran geknüpften Schlußfolgerungen eingehen.

a) Die van't Hoffsche Temperaturregel auf Lebensprozesse angewandt.

Van't Hoff hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß obige Temperaturregel innerhalb gewisser Grenzen auch für die Geschwindigkeit von Lebensvorgängen, wie die Pflanzenatmung Gültigkeit hat.

Ihm folgte 1898 O. Hertwig, welcher den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklungsgeschwindigkeit von Froscheiern untersuchte.

Besonderes Interesse auf botanischem Gebiet verdienen die Arbeiten von Blackman und A. Kanitz (1905).

Auf Grund des Matthaeischen Beobachtungsmaterials bewiesen Kanitz und Blackman auch für die Kohlensäureassimilation die Gültigkeit der van't Hoffschen Temperaturregel innerhalb der Grenzen von 0—37 Grad.

A. Kanitz hat bis in die neueste Zeit die Anwendung der van't Hoffschen Temperaturregel auf Lebensvorgänge weiter

verfolgt und in seinem Buch „Temperatur und Lebensvorgänge" reiches Material aus Tier- und Pflanzenleben gesammelt.

Blackman suchte auf ganz neue Art eine Erklärung für die bei verschiedenen Lebensprozessen erhaltenen Optimumkurven zu geben. Der Gedankengang Blackmans ist ungefähr folgender:

Chemische Reaktionen werden durch erhöhte Temperatur meist beschleunigt, verlaufen aber mit wenig Ausnahmen unmeßbar schnell.

Besondere chemische Prozesse aber, fermentative Prozesse, verlaufen bei höherer Temperatur langsamer und geben ähnliche Optimumkurven wie Lebensprozesse.

Temperaturerhöhung wirkt im fermentativen Prozeß beschleunigend in der Nähe der oberen Temperaturgrenze jedoch verzögernd, weil das Ferment durch zu hohe Temperatur zerstört und so unwirksam wird. Blackman denkt sich nun, daß die Wärme von einer bestimmten Temperatur an ähnlich auf die Lebensprozesse in der Pflanze wirke — fördernd und zugleich hemmend. Als hemmender Faktor aber käme nicht die Wärme direkt, sondern ein durch die Wärme beeinflußter chemischer Vorgang in Betracht. Da nun mit allen Lebensprozessen Fermentreaktionen innig verknüpft zu sein scheinen, schließt Blackman, daß vielleicht die Zerstörung eines Ferments bei zu hoher Temperatur dem Lebensprozeß entgegenwirke und seine Geschwindigkeit, besonders zu Beginn der Einwirkung, am stärksten vermindere. Den unbekannten hemmenden Faktor nennt Blackman den „Zeitfaktor". Die Optimumkurve hätte nach seiner Vorstellung ohne diesen hemmenden Einfluß überhaupt kein Optimum, sondern müßte durch die Wärme vom Minimum gradlinig ansteigend mit dem Maximum beim Tode der Pflanze enden.

Im Anschluß daran wirft Blackman dann die Frage auf: „Should not the Optimum for growth be interpreted in some similar way?"

Diese Frage liegt sehr nahe, da ja Lebensprozesse wie Atmung und Assimilation direkt und indirekt Voraussetzung für das Wachstum sind. Wir wollen in diesem Sinne das Wachstum der Sporangienträger von *Phycomyces nitens* untersuchen.

b) Die van't Hoffsche Temperaturregel und das Wachstum der Sporangienträger von *Phycomyces nitens.*

Zur Prüfung meiner Versuchsergebnisse auf die Gültigkeit der van't Hoffschen Temperaturregel wurde aus den in Tabelle 24 enthaltenen Mittelwerten die Tabelle 25 zusammengestellt. Die in der ersten Vertikalreihe enthaltenen Temperaturen sind die jeweiligen mittleren Temperaturen und stammen aus Tabelle 24.

Für die zweite Reihe ergab sich der Temperaturquotient Qn aus den ebenfalls in Tabelle 24 berechneten mittleren Zuwachswerten jedes Versuches. Bei zweimaligem Temperaturwechsel mußte Qn doppelt berechnet werden, da beim zweiten Wechsel wohl die Temperatur annähernd die gleiche geblieben war, die Wachstumsgeschwindigkeit aber sich inzwischen häufig geändert hatte. Auf die Ursache dieser Änderung und die Berechtigung eines zweiten, mittleren Wertes für Qn in der dritten Reihe werde ich noch zurückkommen. Da das geforderte Temperaturintervall von 10 Grad nicht eingehalten werden konnte, wurde in der 4. Reihe Q^{10} nach der von Kanitz angegebenen Formel

$$Q_{10} = 10^{\frac{10\ \lg k_2 - \lg k_1}{t_2 - t_1}}$$

unter Benützung der in Qn, bezw. Qn' der 3. Reihe, enthaltenen Mittelwerte berechnet. k_2 bedeutet dabei die Geschwindigkeitskonstante (in diesem Falle den mittleren viertelstündlichen Zuwachs) bei einer Temperatur t^2, k^1 die Geschwindigkeitskonstante bei einer um 10 Grad niedrigeren Temperatur t_1.

In den Versuchen mit doppeltem Temperaturwechsel (S. 489) ist der Temperaturquotient Qn des ersten Temperaturwechsels durchweg merklich größer als der des zweiten. Da die Anfangs- und die Endtemperaturen die gleichen sind, müßten auch die dazugehörigen mittleren Wachstumswerte gleich groß sein und der zweite Temperaturquotient jedes Versuches gleich dem ersten sein.

Man könnte deshalb vielleicht an eine Schädigung der Pflanze infolge des zweimaligen plötzlichen Temperaturwechsels denken oder, wie bereits S. 445 erwähnt, an eine Nachwirkung der Reaktion des ersten Temperaturwechsels. Diese Vermutungen lassen sich jedoch nicht halten, denn die Träger sahen in diesen Versuchen immer sehr gut aus und überdies müßte sich dieselbe Erscheinung auch in den Versuchen zeigen, wo der Thermostat benützt wurde. Dort aber stimmt der 2. Temperaturquotient mit dem ersten meist sehr gut überein, wie z. B. S. 463 vom 11. III. 17 und 12. III. 17 die Werte 1,76 und 1,76 bzw. 2,46 und 2,36.

Die Ursache dieser Unstimmigkeit ist in der Vorbehandlung zu suchen, welche den Eintritt des Trägers in das Maximalwachstum der großen Periode verfrühte. Alle Versuche mit stark abweichenden zweiten Temperaturquotienten stammen aus der Zeit vor dem 8. März. Damals wuchsen die Sporangienträger bis zum Versuch in einer Temperatur von 18—20 Grad. Nach dem 8. März aber waren die Dunkelzimmer nicht mehr geheizt; die Kulturen wurden in Temperaturen zwischen 10 und 14 Grad vorbehandelt. Die im warmen Zimmer gezogenen Träger waren infolgedessen den im kalten Zimmer gewachsenen in der Entwicklung voran. Manche dieser Träger hatten, wie in den Tabellen vermerkt, schon zur Zeit der Isolierung am Vorabend ein bräunlich gelbes Sporangium,

woraus man schließen kann, daß sich der Träger schon 4—5 Stunden vor dem Versuch in einem Zustand stark beschleunigten Wachstums befand, welches bei einer Temperatur von ca. 22 Grad 8—12 Stunden nahezu konstant ist. Ein solcher Träger wuchs dann oft schon vor, zum mindesten aber nach dem 2. Temperaturwechsel bedeutend langsamer als zu Anfang der Beobachtung (wie aus den Tabellen zu ersehen ist). Bei solcher Verschiebung des Maximalwachstums nach dem Anfang der Beobachtung muß aber der Zuwachs vor dem 1. Temperaturwechsel zu groß, nach dem 2. Temperaturwechsel zu gering und folglich der 2. Temperaturquotient Qn zu klein werden, da der mittlere Zuwachs, welcher den Nenner ergibt, im Verhältnis zum Zähler zu klein wird. Dieser Fehler trat bei den Versuchen, welche unter Benützung des Thermostaten gemacht wurden, kaum in Erscheinung. Die Träger waren nie so weit entwickelt, daß z. B. zur Zeit der Isolierung das Sporangium nicht mehr hellgelb gewesen wäre.

Erst im Laufe der Versuche lernte ich diesen Fehler vermeiden und die Präparation der Träger so einrichten, daß Maximalwachstum und Mitte der Beobachtungszeit annähernd zusammenfielen, eine Erfahrung, welche mir bei den bereits in Abschnitt A enthaltenen Temperaturwachstumsmessungen zu statten kam, besonders bei sehr tiefen und sehr hohen Versuchstemperaturen. Für die Versuche mit doppeltem Temperaturwechsel konnte der Fehler, welcher durch die vorgeschrittene Entwickelung in den Quotienten Qn kam, in der 3. Reihe der Tabelle verbessert werden und zwar auf folgende Weise:

Aus den mittleren Zuwachswerten gleicher Temperaturen jedes Versuches in Tabelle 24 wurde das arithmetische Mittel genommen und dieses durch den mittleren Zuwachs der tieferen Temperatur dividiert. Ein Beispiel (Vers. v. 5. III. 17) möge diese Manipulation erläutern:

$$4{,}5 + 1{,}8 = 6{,}3 \text{ das Mittel davon} = 3{,}15$$

$$\frac{3{,}15}{1{,}4} = 2{,}25 \text{ (Qn' der 3. Reihe).}$$

Es ist wohl anzunehmen, daß dieser Wert dem wirklichen Wert bedeutend näher kommt als die Resultate 3,2 oder 1,28 der 2. Reihe.

Zu bemerken ist noch, daß die im Vergleich zu Versuchen vom Februar verhältnismäßig niedrigen Zuwachswerte im März der Tabelle 24 vielleicht davon herrühren, daß im März 1917 und auch späterhin noch meine Kulturen schlechter gediehen. Da dieser Umstand jedoch im Temperaturquotienten nicht zum Ausdruck kommt, kann er nicht als Fehlerquelle dienen.

Zur Beurteilung der Frage nach der Gültigkeit der van't Hoffschen Temperaturregel beim Wachstum überhaupt kann

natürlich das Wachstum einer einzigen Pflanze nicht maßgebend sein. Aber für *Phycomyces nitens* scheint sie, wenn auch zwischen sehr engen Grenzen, zu gelten. Denn zwischen Temperaturen von 7 Grad und 19—20 Grad erhielt ich Temperaturquotienten zwischen 2 und 3. Das ist auch das Temperaturintervall zwischen welchem der Pilz am besten gedeiht. Temperaturen von 5—7 Grad scheinen noch zu tief zu liegen — daher die hohen Temperaturquotienten 4 und höher, 23 Grad aber schon etwas zu hoch — daher die Quotienten unter 2.

Ein konstantes Sinken des Optimums bei längerer Versuchsdauer in höherer Temperatur, wie das aus der Matthaeischen Arbeit zu ersehen ist, läßt sich in meinen Tabellen nicht nachweisen. Das Wachstum ist zu unregelmäßig, um so feine Unterschiede erkennen zu lassen. Jedenfalls ist in diesen Versuchen die Temperatur noch nicht hoch genug, als daß sich der „Zeitfaktor" in dieser Art so merklich geltend machen könnte.

Ein Weg zur Beantwortung dieser Frage wäre gegeben durch Hinzuziehen der Temperaturwachstumskurve S. 440. Man müßte nämlich aus den viertelstündlichen Durchschnittswerten kurz dauernder mikroskopischer Messungen die achtstündlichen Werte berechnen und diese mit den entsprechenden Kurvenresultaten vergleichen. Aber die Rechnung stimmt nicht und kann nicht stimmen, weil z. B. bei 23 Grad, wie S. 449 erwähnt, das Material für die mikroskopischen Versuche im Vergleich zu dem der makroskopischen Kurvenversuche wohl infolge schlechterer Ernährungsverhältnisse zu niedrigwüchsig war. Für die Temperaturkurve wurden solche Serien vom Versuch ausgeschlossen. Überdies sind meine mikroskopischen Versuche bei der großen individuellen Verschiedenheit der Wachstumsgeschwindigkeit der Sporangienträger nicht umfangreich genug.

Die von der Versuchsdauer abhängige hemmende Wirkung des „Zeitfaktors" ist dagegen in den Versuchen Talmas zu erkennen, wo das Längenwachstum der Wurzeln von *Lepidium sativum* nach $3^1/_2$, 7 und 14 Stunden miteinander verglichen wird. Seine siebenstündigen Versuchsresultate bei Temperaturen zwischen 5 und 25 Grad sind den von mir gefundenen sehr ähnlich.

Tabelle 7. (12. II. 17.)

Zeit	3^{30}	3^{50}	4^{5}	4^{20}	4^{43}	4^{59}	5^{15}	5^{32}	5^{52}	6^{7}	6^{23}	6^{40}
Temperatur	16°	16°	15,9°	15,9°	5,2°	5,2°	5,2°	5,1°	5,1°	5,1°	5,1°	5,1°
Beobachtet nach .... Minuten	0	20	15	15	0	16	16	17	20	15	15	17
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	3	2,5	1,5	0	0,2	0,3	0,5	0,7	0,1	0,1	0,1
Zuwachs berechnet pr. Viertelst.	.	2,3	.	.	.	.	.	0,4	0,5	.	.	.

Tabelle 8 (13. II. 17).

Zeit	10^{54}	11^{13}	11^{23}	11^{37}	11^{51}	2^{57}	3^{12}	3^{26}	3^{33}	3^{47}	4^{1}	4^{15}	4^{29}	4^{43}	4^{57}	5^{11}	5^{25}	5^{39}	5^{53}	6^{8}	6^{22}	6^{36}
Temperatur	15,7°	15,7°	15,7°	15,7°	15,7°	16,3°	16,35°	16,4°	5,8°	6°	6,2°	6,2°	6,1°	6,1°	6,1°	6,1°	6,2°	6,3°	6,2°	6,2°	6,2°	6,2°
Beobachtet nach Minuten	0	19	10	14	14	186	15	14	0	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	5	2,1	5,9	5	55	3	4	0	0,8	0,9	0,3	0,8	0,7	0,8	0,8	0,7	0,8	1,1	1,1	1,1	0,2[1]
Zuwachs berechnet pr. Viertelst.	.	4	3,2	5,5	4,7	4,4	.	3,7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

[1]) Etwas krumm gewachsen — daher der schwache Zuwachs.

Tabelle 9 (14. II. 17).

Zeit	10^{7}	10^{31}	10^{54}	11^{18}	11^{42}	12^{6}	3^{16}	3^{21}	3^{44}	4^{8}	4^{37}	4^{42}	5^{6}	5^{30}	5^{54}	6^{21}	6^{45}
Temperatur	16,7°	16,9°	16,9°	16,9°	17,2°	17,3°	17,7°	18°[1])	18°	18°	18°	6,2°	6,2°	6,2°	6,2°	6,2°	6,2°
Beobachtet nach Minuten	0	24	23	24	24	24	190	neu eingestellt auf 0	23	24	29	0	24	24	24	27	24
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	4	3,5	5,5	7	10	74		10,3	6,7	9	0	2,1	1,9	0,8	0,9	1,6
Zuwachs berechnet pr. 24 Min.	.	.	3,7	.	.	.	9,3		10,7	.	7,5	.	.	.	.	0,8	.

[1]) Temperaturschwankung im Verlauf von $5^1/_2$ Stunden 1,3° (ausnahmsweise).

Tabelle 10 (5. III. 17).

Zeit	9^{36}	10^{6}	10^{22}	10^{37}	10^{48}	11^{3}	11^{18}	11^{33}	11^{48}	12^{8}	2^{50}	3^{5}	3^{12}	3^{27}	3^{42}	3^{57}
Temperatur	16,3°	16,3°	16,3°	16,4°	7,9°	7,9°	8°	8,2°	8,2°	8,2°	8,2°	8,2°	17,2°	17,2°	17,2°	17,3°
Beobachtet nach Minuten	0	30	16	15	0	15	15	15	15	15	167	15	0	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	10	4,2	3,8	0	1	0,5	0,8	1	1	18,7	1,1	0	2	2	1,5
Zuwachs berechnet pr. Viertelst.	.	5	4	.	.	.		.	.	.	1,7	.	.	.	.	.

.Träger vom 5. III. mit bräunlichem Sporangium isoliert.

Tabelle 11 (27. 2. 17).

Zeit	9^{20}	9^{35}	9^{50}	10^{5}	10^{20}	10^{35}	10^{50}	11	11^{15}	11^{30}	11^{45}	12	3	3^{15}	3^{30}	3^{59}	4^{11}	4^{29}	4^{44}	5^{4}	5^{19}
Temperatur	17,7°	17,7°	17,7°	17,7°	17,7°	17,8°	17,8°	9,3°	9,5°	9,5°	9,5°	9,5°	9,6°	9,7°	9,7°	18,7°	18,7°	18,6°	18,6°	18,6°	18,6°
Beobachtet nach Minuten	0	15	15	15	15	15	15	0	15	15	15	15	186	15	15	0	15	15	15	20	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	4,3	4,4	3,3	4	3	4	0	1	0,5	0,5	0,8	11,2	1	1	0	2,5	1	0,5	2,3	2,7
Zuwachs berechnet pr. Viertelst	..	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0,9	.	.	.	.	.	.	1,7	.

Tabelle 12 (19. II. 17).

Zeit	9^{33}	9^{48}	10^{4}	10^{40}	11^{4}	11^{22}	11^{37}	11^{52}	12^{7}	2^{45}	3	3^{15}	3^{30}	3^{43}	3^{58}	4^{13}	4^{28}	4^{43}	4^{58}	5^{13}	5^{28}
Temperatur	17,4°	17,5°	17,5°	17,6°	17,6°	17,6°	17,6°	17,6°	17,6°	17,6°	17,6°	17,6°	17 6°	8°	8°	8°	8,2°	8,2°	8,2°	8,2°	8,2°
Beobachtet nach Minuten	0	15	16	45	15	18	15	15	15	0	15	15	15	0	15	15	15	15	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	6	7	9,8	6,3	8,2	6	6,7	9	.	5	12,8	5,1	0	1,8	0,2	1,5	0,7	1,7	1,9	2,2
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	6,6	3,3	.	7,3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Tabelle 13 (16. II. 17).

Zeit	9^{26}	9^{40}	9^{55}	10^{10}	10^{25}	10^{38}	10^{48}	11^{8}	11^{19}	11^{34}	11^{40}	12^{4}	12^{19}	2^{44}	2^{59}	3^{11}	3^{29}	3^{37}	3^{52}
Temperatur	19,5°	19,5°	19,5°	19,5°	19,5°	6,2°	6,2°	6,2°	6,2°	6,2°	6,3°	6,3°	6,3°	6,3°	6,3°	6,3°	6,3°	19,5°	19,5°
Beobachtet nach Minuten	0	14	15	15	15	0	15	15	16	15	15	15	15	145	15	15	15	0	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	9	7	7	6	0	2	0,9	1,2	1	0,9	0,9	1,1	19,5	2	1,7	1,9	0	4,5
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	.	.	.	.	.	1,1	.	.	.	.	1,9	.	.	.	.	.

Zeit	4^{7}	4^{22}	4^{37}	4^{47}	5^{2}	5^{17}	5^{32}	5^{47}	6^{2}	6^{17}	6^{32}	6^{17}
Temperatur	19,5°	19 4°	19,4°	19,4°	19,4°	19,4°	19,4°	19,4°	19,4°	19,4°	19 3°	19,3°
Beobachtet nach Minuten	15	15	15	10	15	15	15	15	15	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	4	3	1,5	1	5,2	3,8	4	6	5	6	4	5
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	1,5	.	.	.	.	.	.	.	.

Bemerkung: Träger der Tabelle 13 von 3^{37}—4^{47} gekrümmt (zirka 10°).

Tabelle 14 (23. II. 17).

Zeit	11^{25}	11^{40}	11^{51}	3	3^{15}	3^{30}	3^{45}	4^{1}	4^{16}	4^{31}	4^{46}	5^{1}	5^{16}	5^{31}	5^{46}	6^{1}	6^{16}	6^{36}
Temperatur . . .	9°	9°	8,9°	8,9°	8,9°	8,9°	9,2°	20°	19,8°	19,8°	19,8°	19,8°	19,8°	19,7°	19,7°	19,7°	19,7°	19,7°
Beobachtet nach .... Minuten . .	0	15	14	186	15	15	15	0	15	15	15	15	15	15	15	15	15	20
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	3,8	2,2	46	2	2,3	3,5	0	7,2	6,8	4,9	6,7	7,8	7	9,2	7,5	8,3	11,5
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	2,4	3,7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8,6

Bemerkung: Träger der Tabelle 14 wurde in einer Temperatur von 19,2° gezogen und ausnahmsweise nicht am Vorabend, sondern erst am Tage des Versuchs um 10 Uhr in 9° gebracht. Von 3^{30}—4^{1} war er etwas gekrümmt.

Tabelle 15 (28. II. 17).

Zeit	9^{20}	9^{35}	9^{50}	10^{5}	10^{14}	10^{29}	10^{41}	10^{50}	11^{15}	11^{30}	11^{15}	12	2^{52}	3^{7}	3^{22}	3^{30}	3^{51}	4^{9}	4^{24}	4^{30}	4^{54}	5^{9}	5^{24}
Temperatur . . .	18,7°	18,7°	18,7°	18,7°	9,8°	9,8°	9,8°	9,8°	9,8°	9,8°	9,8°	9,9°	9,9°	9,9°	9,9°	19,3°	19,4°	19,5°	19,5°	19,5°	19,55°	19,55°	19,55°
Beobachtet nach ... Minuten . .	0	15	15	15	0	15	15	15	16	15	15	15	172	15	15	0	15	15	15	15	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	9	6	7	0	3	2	2	3	2	3	3	32	2	3	0	2,5	3,5	1,5	3,3	3	2,7	3
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	.	.	.	.	.	2,8	.	.	.	1,4	.	.	.	.	.	.	.	.		.

Tabelle 16 (2. III. 17).

Zeit	9^{21}	9^{36}	9^{51}	10^{8}	10^{18}	10^{33}	10^{48}	11^{3}	11^{18}	11^{33}	11^{48}	12^{3}	3	3^{15}	3^{30}	3^{38}	3^{53}
Temperatur	18,8°	18,8°	19°	19°	10,6°	10,6°	10,6°	10 6°	10,7°	10,6°	10,6°	10,7°	10,7°	10,7°	10,7°	19,7°	19,7°
Beobachtet nach .... Minuten	0	15	15	17	0	15	15	15	15	15	15	15	177	15	15	0	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	3,6	3,7	4	0	0,8	0,3	1	0,8	0,6	1,5	1,8	21,2	1,8	1,5	0	2
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	3,5	.	.	.	.	.	.	.	.	1,8	.	.	.	.

Zeit	4^{8}	4^{23}	4^{42}	4^{57}	5^{12}	5^{27}	5^{42}	5^{57}
Temperatur	19,7°	19,8°	19,7°	19,7°	19,7°	19,7°	19,7°	19,7°
Beobachtet nach .... Minuten	15	15	15	15	15	15	15	15
Zuwachs in Skalenteilen	2,1	2,9	2,7	2,8	2,2	2,6	1,7	2,7
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	.	.	.	.	.

Tabelle 17 (11. III. 17).

Zeit	9^{17}	10^{5}	10^{20}	10^{35}	10^{50}	11^{5}	11^{20}	11^{35}	11^{50}	2^{26}	2^{41}	2^{50}	3^{5}	3^{20}	3^{35}	3^{50}
Temperatur	9,5°	9,6°	9,7°	9,7°	23,2°	23,23°	23,5°	23,35°	23,43°	23,39°	23,55°	23,45°	9,9°	9,9°	10°	10°
Beobachtet nach ... Minuten	0	18	15	15	0	15	15	15	15	146	15	15	0	15	15	15
Zuwachs in Skalenteilen	0	3,5	2,5	3,2	0	4,5	5,5	4,3[1])	4,7[2])	54[3])	5,7	5	0	2,5	1,8	2,7
Zuwachs berechnet pro Viertelst	.	2,9	.	.	.	.	.	.	.	5,5	.	.	.	.	.	.

Zeit	4^{5}	4^{20}	4^{35}	4^{50}	5^{5}	5^{20}	5^{35}	5^{50}
Temperatur	10°	10,05°	10,05°	10,05°	10,1°	10,1°	10,1°	10,1°
Beobachtet nach ... Minuten	15	15	15	15	15	15	15	15
Zuwachs in Skalenteilen	3	2,3	3,5	2,3	2,9	4,3	3,5	4,3
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	.	.	.	.	.

[1]) Beginn einer Krümmung. [2]) Gerade. [3]) Von neuem in derselben Richtung seitlich gekrümmt.

Bemerkung: Nach dem Herausnehmen aus dem Thermostaten betrug die Krümmung zirka 30°. Da die Krümmung parallel zur Okularebene stattfand, konnte die Messung nach geeigneter Drehung der Mikrometerskala nicht wesentlich beeinträchtigt werden. Bei näherer Betrachtung nach dem Versuch zeigte der Träger an der Krümmungsstelle eine zirka 1 mm hohe, weiße Stelle (Plasmaansammlung). Merkwürdig war die schon oft beobachtete lange Nachwirkung dieser Krümmung, deren Richtung etwas außerhalb des Thermostaten auf dem Klinostaten beibehalten wurde.

Tabelle 18 (12. III. 17).

Zeit	10	10^{15}	10^{30}	10^{45}	11	11^{15}	11^{30}	11^{45}	12	2^{23}	2^{38}	2^{53}	3	3^{15}	3^{30}	3^{45}	4
Temperatur	10,3°	10,3°	10,3°	10,3°	25,45°	25,4°	25,6°	25,5°	25,7°	25,67°	25,8°	25,6°	10,48°	10.5°	10,5°	10,5°	10,5°
Beobachtet nach ... Minuten	0	15	15	15	0	15	15	15	15	143	15	15	0	15	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	2	2,8	2,7	0	5,5	4,5	5	4	59	6,3	6,7	0	1	2	2	2
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6,9	.	.	.	.	.	.	.

Zeit	4^{15}	4^{30}	4^{45}	5	5^{15}	5^{30}	5^{45}
Temperatur	10,5°	10,6°	10,6°	10,6°	10,6°	10,6°	10,6°
Beobachtet nach ... Minuten	15	15	15	15	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	2,3	2,7	3	3	5,5	2[1]	2[1]
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	.	.	.	

[1]) Etwas krumm.

Tabelle 19 (22. III. 17).

Zeit	10^{20}	10^{35}	10^{50}	11^{5}	11^{15}	11^{30}	11^{45}	12	12^{15}	2^{57}	3^{12}	3^{27}	3^{35}	3^{50}	4^{5}	4^{20}
Temperatur	10,9°	10,9°	10,9°	10,9°	25,4°	25,52°	25,42°	25,65°	25,55°	25,6°	25,8°	25,65°	10,8°	10,8°	10,85°	10,7°
Beobachtet nach ... Minuten	0	15	15	15	0	15	15	15	15	162	15	15	0	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	5	4	4,5	0	8	5,5[1])	2	4,5[2])	49[3])	6	7	0	1,3	2,2	2
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4,5	.	.	.	.	.	.

Zeit	4^{50}	5^{5}	5^{20}	5^{35}	5^{50}	6^{5}
Temperatur	10,75°	10,8°	10,75°	10,8°	10,75°	10,75°
Beobachtet nach .... Minuten	30	15	15	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	4	2,3	3,5	3,4	3,5	4,8
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	2	.	.	.	.	.

[1]) Beginn einer Krümmung. [2]) Krümmung entgegengesetzt der ersten. [3]) Gerade.

Tabelle 20 (23. III. 17).

Zeit	9^{55}	10^{10}	10^{25}	10^{40}	10^{55}	11^{8}	11^{23}	11^{38}	11^{53}	12^{8}	12^{25}	12^{38}	12^{53}	1^{8}	1^{23}	1^{38}	1^{53}	2^{8}	2^{28}
Temperatur	10,3°	10,3°	10,25°	10,2°	10,25°	25,4°	25,47°	25,6°	25,8°	25,98°	26,2°	26,18°	25,9°	25,7°	25,5°	25,2°	25°	24,8°	24,8°
Beobachtet nach .... Minuten	0	15	15	15	15	0	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	3	2,5	2,7	2,5	0	4	3,5	3,5	3	2,7	2,3	2,5	3,5	3,5	4,5	5.8	4,2	4

Zeit	2^{38}	2^{58}	3^{1}	3^{16}	3^{31}	3^{46}	4^{1}	4^{16}	4^{31}	4^{46}	5^{1}	5^{16}	5^{31}
Temperatur	25,07°	25,2°	10,3°	10,3°	10,3°	10,35°	10,3°	10,35°	10,35°	10,35°	10,35°	10,35°	10,35°
Beobachtet nach .... Minuten	15	15	0	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	3,5	3,2	0	0,5	1	1	1	1,2	1,1	1	1,2	2,5	2

Tabelle 21 (15. III. 17).

Zeit	9^{51}	10^{9}	10^{21}	10^{39}	10^{56}	11^{8}	11^{23}	11^{38}	11^{53}	12^{8}	2^{17}	2^{35}	2^{50}	2^{58}	3^{13}	3^{28}	3^{43}	3^{58}
Temperatur	10,8°	10,8°	10,75°	10,75°	10,75°	25,5°	25,45°	25,7°	25,6°	25,7°	25,8°	25,73°	25,83°	10,8°	10,8°	10,8°	10,8°	10,85°
Beobachtet nach Minuten	0	15	15	15	17	0	15	15	15	15	129	18	15	0	15	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	4,2	3,3	3,2	3,8	0	4	8 [1])	3	4,8	47,2	7	5	0	2	3	2	1,5
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5,5	5,8	.	.	.	.	.	.

Zeit	4^{13}	4^{28}	4^{43}	4^{58}	5^{13}	5^{28}	5^{43}
Temperatur	10,85°	10,9°	10,9°	10,9°	10,9°	10,85°	10,85°
Beobachtet nach Minuten	15	15	15	15	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	3	3	3	3,6	3,4	3,5	3,5
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	.	.	.	.

[1]) Beginn einer minimalen Krümmung, welche sich bis 2^{50} noch verstärkte und auch außerhalb des Thermostaten bis zum Schlusse beibehalten wurde.

Tabelle 22 (20. III. 17).

Zeit	9^{47}	10^{2}	10^{17}	10^{32}	10^{47}	10^{59}	11^{11}	11^{29}	11^{44}	12^{1}	2^{23}	2^{38}	2^{53}	3^{1}	3^{16}	3^{31}	3^{46}	4^{1}	4^{16}	4^{31}
Temperatur	11,6°	11,65°	11,65°	11,65°	11,7°	25,55°	25,67°	25,58°	25,78°	25,6°	25,8°	25,7°	25,8°	11,7°	11,75°	11,8°	11 8°	11,8°	11,9°	11,9°
Beobachtet nach Minuten	0	15	15	15	15	0	15	15	15	15	142 [1])	15	15	0	15	15	15	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	3,2	3,1	3,2	3,3	0	5,5	3,5	5	4	5	6,5	5,5	0	2	2,5	3	3,2	1,5	3,5
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5,4	.	.	.	.	.	.	.	.	.

[1]) Krümmung von 30°, welche auch außerhalb des Thermostaten beibehalten wurde.

Tabelle 23 (21. III. 17).

Zeit	9^{51}	10^{6}	10^{21}	10^{36}	10^{51}	11^{1}	11^{10}	11^{31}	11^{46}	12^{1}	12^{16}	12^{31}	12^{46}	1^{1}	1^{16}	1^{23}	1^{38}	1^{53}	2^{8}
Temperatur	11,5°	11,6°	11,65°	11,7°	11,7°	25,37°	25,5°	25,5°	25,58°	25,58°	25,6°	25,6°	25,6°	25,7°	25,6	11,7°	11,7°	11,7°	11,7°
Beobachtet nach Minuten	0	15	15	15	15	0	15	15	15	15	15	15	15	15	15	0	15	15	15
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	0	6	4	5	5,5	0	8	6	4	4	5[1])	5	7	6	7[2])	0	2,5	4,5	3,5
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.		.

Zeit	2^{23}	2^{38}	2^{53}	3^{8}	3^{23}	3^{38}	4^{8}	4^{38}	5^{8}
Temperatur	11,7°	11,8°	11,8°	11,8°	11,7°	11,7°	11,7°	11,7°	11,7°
Beobachtet nach Minuten	15	15	15	15	15	15	30	30	30
Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ	4[3])	3,5	4	7	5,3	3,7	9	7	7
Zuwachs berechnet pro Viertelst.	.	.	.	.	.	.	4,5	3,5	3,5

[1]) Beginn einer Krümmung. [2]) Krümmung nimmt zu. [3]) Träger streckt sich gerade.

Tabelle 24.

Datum	Temperatur	Mittlerer viertelstündl. Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ
12. II. 17	16° 5,1°	2,33 0,26
13. II. 17	16° 6,1°	4,4 0,9
14. II. 17	17,4° 6,2°	5,2 0,9
5. III. 17	16,3° 8,1° 17,23°	4,5 1,4 1,8
27. II. 17	17,7° 9,6° 18,6°	3,8 0,9 1,7
19. II. 17	17,5° 8,1°	6,9 1,4
16. II. 17	19,5° 6,26° 19,34°	7,4 1,7 4
23. II. 17	8,97° 19,77°	3,5 7,2
28. II. 17	18 7° 9,85° 19,5°	7,3 2,7 2,8

Datum	Temperatur	Mittlerer viertelstündl. Zuwachs 1 Skalenteil = 90 μ
2. III. 17	18,9° 10,6° 19,7°	3,7 1,5 2,4
11. III. 17	9,63° 23,39° 10,03°	2,9 5,1 2,9
12. III. 17	10,3° 25,59° 10,55°	2,5 5,9 2,4
23. III. 17	10,26° 25,49° 10,30°	2,7 3,5 1,25
22. III. 17	10 9° 25,57° 10,77°	4,5 4,8 2,7
15. III. 17	10,77° 25,66° 10,85°	3,5 5,3 3,4
20. III. 17	11,65° 25,69° 11,81°	3,2 5,2 2,6
21. III. 17	11,61° 25,56° 11,72°	5,1 5,77 4,06

Tabelle 25.

Datum	Temperaturwechsel	Qn	Qn'(Mittelwert)	Q 10
12. II. 17	16° — 5,1°	$\frac{2{,}33}{0{,}26} = 8{,}96$	—	7,48
13. II. 17	16° — 6,1°	$\frac{4{,}4}{0{,}9} = 4{,}9$	—	4,9
14. II 17	17,4° — 6,2°	$\frac{5{,}2}{0{,}9} = 5{,}77$	—	4,79
5. III. 17	16 3° — 8,1° — 17,23°	$\frac{4{,}5}{1{,}4} = 3{,}2$ $\frac{1{,}8}{1{,}4} = 1{,}28$	$\frac{3{,}15}{1{,}4} = 2{,}25$ —	2,61
27. II. 17	17,7° — 9,6° — 18,6°	$\frac{3{,}8}{0{,}9} = 4{,}2$ $\frac{1{,}7}{0{,}9} = 1{,}9$	$\frac{2{,}75}{0{,}9} = 3$	3,11

Datum	Temperaturwechsel	Qn	Qn' (Mittelwert)	Q 10
19. II. 17	17,5° — 8,1°	$\frac{6,9}{1,4} = 4,93$	—	5,46
16. II. 17	19,5° — 6,26° — 19,34°	$\frac{7,4}{1,7} = 4,35$ $\frac{4}{1,7} = 2,35$	$\frac{5,7}{1,7} = 3,35$	2,51
23. II. 17	8,97° — 19,77°	$\frac{7,2}{3,5} = 2,1$	—	2,02
28. II. 17	18,7° — 9,85° — 19,5°	$\frac{7,3}{2,7} = 2,7$ $\frac{2,8}{2,7} = 1$	$\frac{5,05}{2,7} = 1,9$	1,95
2. III. 17	18,9° — 10,6° — 19,7°	$\frac{3,7}{1,5} = 2,46$ $\frac{2,4}{1,5} = 1,6$	$\frac{3,05}{1,5} = 2,03$	2,23
11. III. 17	9,63° — 23,39° — 10,05°	$\frac{5,1}{2,9} = 1,76$ $\frac{5,1}{2,9} = 1,76$	$\frac{5,1}{2,9} = 1,76$	1,52
12. III. 17	10,3° — 25,59° — 10,55°	$\frac{5,9}{2,5} = 2,36$ $\frac{5,9}{2,4} = 2,46$	$\frac{5,9}{2,48} = 2,38$	1,78
23. III 17	10,26° — 25,49° — 10,5°	$\frac{3,5}{2,7} = 1,29$ $\frac{3,5}{1,25} = 2,8$	$\frac{3,5}{1,97} = 1,78$	1,46
22. III. 17	10,9° — 25,57° — 10,77°	$\frac{4,8}{4,5} = 1,06$ $\frac{4,8}{2,7} = 1,77$	$\frac{4,8}{3,6} = 1,33$	1,36
15. III. 17	10,77° — 25,66° — 10,85°	$\frac{5,3}{3,5} = 1,51$ $\frac{5,3}{3,4} = 1,56$	$\frac{5,30}{3,45} = 1,53$	1,34
20. III 17	11,65° 25,69° — 11,81°	$\frac{5,2}{3,2} = 1,6$ $\frac{5,2}{2,6} = 2$	$\frac{5,2}{2,9} = 1,8$	1,52
21. III. 17	11,61° — 25,56° — 11,72°	$\frac{5,77}{5,1} = 1,13$ $\frac{5,77}{4,06} = 1,4$	$\frac{5,77}{4,58} = 1,26$	1,18

III. Reizphysiologische Untersuchungen an den Sporangienträgern.

A. Thermotropismus

Seit Jahrzehnten ist *Phycomyces nitens* mit seinen ansehnlichen Sporangienträgern der Gegenstand reizphysiologischer Studien gewesen. Phototropismus, Thermotropismus, Hydrotropismus, Geotropismus und andere Reizerscheinungen wurden mit mehr oder weniger Sicherheit an den Fruchtträgern von *Phycomyces nitens* festgestellt.

Während aber z. B. seine phototropischen Reaktionen in jedem Einzelfall leicht nachzuweisen sind, werden seine thermotropischen Reaktionen angezweifelt, weil Wärmeeinflüsse nicht nur bei *Phycomyces*, sondern auch bei anderen Pflanzen sich nicht in dem Maße geltend machen wie Lichteinflüsse.

Das Verhalten der Sporangienträger von *Phycomyces nitens* gegen Wärme hat zuerst Wortmann (1883) untersucht und negativen Thermotropismus gefunden.

Eine Nachprüfung der Versuche Wortmanns durch Steyer (1901) ergab, daß die vermeintlichen Wärmereaktionen Lichtreaktionen waren, da die Versuche nicht in vollständiger Dunkelheit ausgeführt worden waren.

Ein Fehler, den sowohl Wortmann als Steyer machten, ist, daß sie für ihre Versuche Sporangienträger wählten, welche eben das Köpfchen gebildet hatten, also wohl meist zu Anfangs des Versuchs überhaupt noch nicht reaktionsfähig waren, und welche vielleicht erst nach dem Versuch oder am Ende desselben gegen Temperaturdifferenzen empfindlich geworden wären.

Die in meinen Versuchen benützten Exemplare wuchsen in diesem Entwicklungsstadium noch die ganze Nacht hindurch bis zum Versuch also noch ungefähr 12—15 Stunden länger. Erst dann beginnt aber die große Wachstumsgeschwindigkeit und die damit verbundene starke Reaktionsfähigkeit. Den Erfahrungen nach, welche ich bei dieser Arbeit gesammelt habe, halte ich ein merkliches Reagieren gegen einseitige Erwärmung in diesem Alter (Entwicklungsstadium) nicht für gut möglich. Die Fruchtträger mit gelben Köpfchen wachsen z. B. im Dunkelzimmer auch ohne Rotieren auf dem Klinostaten bei Temperaturen unter 20 Grad immer schön gerade. Ferner zeigt Tabelle 27, daß jüngere Träger bedeutend weniger reaktionsfähig gegen thermotropische Reize sind; aber auch dieser Träger hatte das Stadium mit gelbem Sporangium stundenlang hinter sich.

Wortmann benützte zum Teil Träger, welche offenbar überhaupt noch kein Sporangium gebildet hatten. Der Fruchtträger kann unter diesen Umständen leichter auf äußere Einflüsse reagieren als in der Zeit, wo er eben ein Sporangium gebildet hat. Aber immerhin ist auch im ersten Entwicklungsstadium die Reaktionsfähigkeit noch nicht groß. Ich vermute auch, daß z. B. in Wortmanns Versuch V, 1883, S. 465, der 2 cm

hohe Träger, welcher angeblich wegen zu niedriger Temperatur nicht reagierte, im Begriffe war, das Sporangium zu bilden, also in einem Stadium war, wo überhaupt kein Wachstum vorhanden ist und keine Reizwirkung in Erscheinung treten kann. Deshalb blieb auch die Lichtwirkung aus.

1. Vorbehandlung und Präparation der Kulturen.

Die Vorbehandlung der Sporangienträger für die thermotropischen Versuche wurde ähnlich gehandhabt, wie bei den Wachstumsmessungen. Die Isolierung der Träger war einfacher, da es lediglich darauf ankam, gut reaktionsfähige Exemplare im 3. Stadium der großen Wachstumsperiode zu erhalten.

Die Sporangien wuchsen in zylindrischen Gipstöpfchen auf feingemahlenem, sterilem Brot. Die Kulturen standen im Dunkelzimmer in irdenen Schalen, welche einige Zentimeter hoch mit Wasser gefüllt und bis zum Versuch mit Dunkelzylinder bedeckt waren. Vier bis fünf Tage nach der Impfung wurde am Abend die erste schwächliche Sporangienträgerserie abgeschnitten und aus der neu gewachsenen Serie am nächsten Abend ein oder auch mehrere Sporangienträger mit gelben Köpfchen möglichst nahe dem Rande des Gipstöpfchens isoliert.

Die so isolierten Träger wuchsen bis zum Versuch am nächsten Morgen auf der horizontalen Klinostatenscheibe im gleichen Raume wie vorher weiter.

Die Temperatur in diesem Raume schwankte für die Zeit der Versuche von Dezember 1916 bis 6. II. 17 zwischen 18 und 20 Grad, vom 24. IV. bis Anfang Mai zwischen 14 und 16 Grad und erreichte Ende Juli allmählich 22 Grad.

Die Versuchstemperaturen im anstoßenden Dunkelzimmer waren sehr verschieden; gewöhnlich wurde bei abgestellter Heizung gearbeitet. Nähere Angaben dazu enthalten die Tabellen 26—31, S. 486 ff.

2. Versuchsanordnung.

Da diese Versuche vielfach nur zur Orientierung dienten, mußten sie häufig abgeändert werden. Im wesentlichen aber war die Anordnung für alle diesbezüglichen Versuche folgende: Auf der Mitte eines langen Brettes war an einem Stativ die Wärmequelle befestigt, die Versuchkulturen wurden in der gewünschten Entfernung davon aufgestellt. Zur Zeit der Aufstellung wurde eine über der Wärmequelle hängende rote elektrische Lampe angedreht, welche gerade noch genügend Licht gab, um die Träger ohne Unfall aufstellen zu können. Zur Beobachtung der Krümmungen im roten Licht stand im Winkel von 90 Grad zur Aufstellungsrichtung, ca. 2 m vom Objekt entfernt, eine zweite 12-Kerzen-Lampe unter Sachs scher Glocke, die mit Saffraninlösung gefüllt war. Zum Ablesen der Temperaturen an den verschiedenen Thermometern und der Winkel an einer am Horizontalmikroskop angebrachten Gradeinteilung diente eine rote elek-

trische Taschenlampe. Kurz vor dem Versuch wurden die Temperaturen notiert und dann die inzwischen noch unter Dunkelsturz ins Versuchszimmer gebrachten Kulturen aufgedeckt und aufgestellt.

Da in dem für diese Versuche in Betracht kommenden Dunkelzimmer keine Gasleitung war, mußte die Wärmequelle auf anderem Wege gewonnen werden.

3. Vorversuche mit inkonstanter Wärmequelle.

Für die ersten orientierenden Versuche dienten abwechselnd ein gewöhnlicher Ziegelstein, ein rechteckig geschnittenes Stück Torf von ungefähr derselben Größe, das in siedendem Wasser gut erhitzt und durchtränkt war, und ein zylindrischer Steinkrug mit heißem Sand gefüllt. Die Wärmequelle wurde so verschieden gewählt — ein hygroskopischer, ein Feuchtigkeit abgebender und ein glatter Körper —, um eventuell hydrotropische von thermotropischen Reaktionen unterscheiden zu können. Denn nach Steyer reagiert *Phycomyces* negativ und positiv hydrotropisch.

Alle Versuche verliefen, sofern die Objekte nicht zu weit von der Wärmequelle entfernt standen, gleichsinnig und ergaben negative Reaktion, krümmten sich also von der Wärmequelle weg.

Bei Verwendung des auf 60—70 Grad an der Außenseite erhitzten Ziegelsteines waren die Reaktionen nicht eindeutig. Die Temperatur war offenbar für die Aufstellung (6—7 cm von dem Ziegelstein entfernt) nicht hoch genug. Doch wurden auch hier negative Reaktionen beobachtet. Torf in siedendes Wasser getaucht bewirkte meist negative Reaktion.

Ein glasierter Steinkrug mit heißem Sand gefüllt gab eindeutige Resultate. Wenn die Temperatur in 3 cm Entfernung von dem Steinkruge 23—24 Grad betrug, während die Zimmertemperatur sich auf 19—20 Grad belief, so wurden regelmäßig nach 45 Minuten negative Krümmungen von 30—45 Grad erzielt. 7—8 solche Versuche verliefen übereinstimmend. Diese Wärmequellen hatten jedoch alle den Nachteil, daß ihre Temperatur nicht konstant blieb, und daß sie infolgedessen nur kurze Zeit verwendet werden konnten.

4. Versuche bei Zimmerfeuchtigkeit.

a) mit Heizpatrone.

Vom 8. Januar 1917 ab wurde eine elektrische Heizpatrone benützt, also eine konstante Wärmequelle. Diese Heizpatrone enthält in einer zylinderförmigen Büchse von 56 cm Länge und 3 cm Durchmesser den isolierten Leitungskörper. Sie wurde in horizontaler Lage in bestimmter Entfernung von den Fruchtträgern aufgestellt. 1,5 cm von der Heizpatrone entfernt resultierten bei einer Temperatur von 21,3 Grad und einer Zimmertemperatur von 17,6 Grad negative Krümmungen bis zu 45 Grad. Doch war die Reaktion meist weniger deutlich, als bei den Versuchen mit Steinkrug.

Da die wirkende Fläche der Heizpatrone verhältnismäßig klein war und deshalb ungünstig für die Aufstellung verschieden langer Träger, wurde der Heizkörper durch einen Mantel aus Zinkblech von 9 cm Durchmesser vergrößert. Der Mantel erhielt in der Mitte ein kleines Loch zum Einstecken eines Thermometers. Der Hohlraum zwischen Heizpatrone und Mantel wurde mit Sand gefüllt.

Auch diese Wärmequelle war nicht ideal insofern die Temperatur der Außenfläche verhältnismäßig niedrig war. Während das Thermometer in dem Heizkörper auf 110—115 Grad stieg, war die Temperatur in 1,5 cm Entfernung höchstens 3—4 Grad höher als die Zimmertemperatur.

Größere Wärmedifferenzen suchte ich dadurch zu erzielen, daß ich die Kulturen möglichst nahe an die Wärmequelle rückte. Man mußte deshalb darauf bedacht sein, für die Versuche nur Träger zu isolieren, welche möglichst nahe am Rande der Gipstöpfchen standen. Als sehr nützlich erwies sich unter diesen Umständen ein zitterfrei in die Wand eingemauerter Tisch, auf welchem Heizkörper und Kulturen standen, denn längere Träger gerieten bei der geringsten Erschütterung in Schwingung und stießen dann leicht an der Wärmequelle an.

Die Winkelangaben in den Tabellen 26—31, welche sich auf die thermotropischen Versuche mit Heizpatrone und elektrischem Ofen beziehen, sind vielfach nur nach Augenmaß gemacht. Winkel unter 10 Grad wurden mit Mikroskop gemessen.

Wo das Mikroskop verwendet wurde, ist dies bei der Angabe der Reaktion vermerkt. Jede Horizontalreihe stellt einen Versuch mit einem oder mehreren Sporangienträgern dar. Nach 45—60 Minuten wurde gewöhnlich ein neuer Träger aufgestellt, ohne daß die Heizung inzwischen abgestellt wurde. Die Temperatur blieb so sehr konstant. Da die Krümmungen in 1,5 cm Entfernung oft schon sehr schwach waren, z. B. Tabelle 26, vom 7. II. 17, halte ich negative Ablenkungen in Entfernungen größer als 3 cm bei den geringen Temperaturdifferenzen, welche mit der elektrischen Heizpatrone erreicht wurden, nicht mehr für Wärmewirkungen des Heizkörpers. In Entfernungen von $^1/_2$—2 cm von der Heizpatrone dagegen erfolgten immer negative Krümmungen von 20—40 Grad. Ein Anrücken an die Heizpatrone auf 3 mm endete nach einigen Minuten mit dem Kollabieren des Trägers, und zwar ist der Vorgang wie folgt:

Der Träger kommt nach ungefähr 1—2 Minuten in zitternde Bewegung; schwache Ausschläge nach links und rechts (wobei die Ausschläge zur Wärmequelle größer sind als die entgegengesetzten) leiten eine Annäherung zur Heizpatrone ein. Die Ablenkung wird rasch größer, und immer schneller nähert sich der Träger der heißen Patrone bis zur vollständigen Berührung, welche seinen Tod zur Folge hat.

Ein zweiter und dritter Träger in derselben Entfernung aufgestellt, benahmen sich genau ebenso. Durch geringes Verschieben von und zu der Wärmequelle konnte dabei die Annäherung verzögert bzw. beschleunigt werden.

Der Beginn der negativen Krümmung wird, im Mikroskop betrachtet, durch langsames scheinbares Wegrücken des ganzen Trägers von der Wärmequelle nach 2—3 Minuten eingeleitet. Mit bloßem Auge läßt sich die negative Krümmung aber erst nach ca. 30 Minuten feststellen, da Ablenkungen unter 10 Grad nur mikroskopisch beurteilt werden können. Einen Versuch dieser Art mit 2—3 Minuten Beobachtung enthält Tabelle 28 vom 25. IV. 17.

b) Versuche mit elektrischem Ofen.

Am 25. November 1917 wurden zwei Versuche bei hoher Temperatur mit einem elektrischen Ofen gemacht, einem idealen Heizkörper für derartige Experimente.

Der Ofen war rechteckig gebaut und konnte auf ganze und halbe Heizkraft reguliert werden. Die den Versuchsexemplaren zugekehrte Seite maß 45×35 qcm. Diese intensive Wärmequelle wurde auf dem erwähnten zitterfreien Steintisch aufgestellt.

In diesem Falle wurden jedoch nicht einzelne Träger isoliert, sondern die unbeschnittenen Kulturen in verschiedenen Entfernungen vor dem Ofen aufgestellt. In der Höhe der Kulturen und in gleicher Richtung mit diesen hingen drei Thermometer in verschiedenen Abständen vom Ofen. Die erwarteten negativen Ablenkungen erfolgten, wie aus den Tabellen 30 und 31 zu ersehen ist, in einer Stärke bis zu 90 Grad und darüber. Nach Tabelle 31 vom 26. XI. 17 wurden in einer Entfernung von 39 cm vom Ofen zwar kaum negative Reaktionen erzielt, aber schon in einer Entfernung von 33 cm erhielt ich am 25. XI. 17 bei 25,2 Grad (27 cm davon entfernt 33 Grad) nach 80 Minuten negative Krümmungen von 30 Grad bei einer Zimmertemperatur von ca. 21,4 Grad.

Eine so weitreichende Wirkung war bei den früher verwendeten Heizkörpern unmöglich, besonders wenn man bedenkt, daß vor dem elektrischen Ofen nicht einige isolierte Exemplare, sondern die ganzen, unbeschnittenen Kulturen aufgestellt wurden. Auffallend verhielten sich in beiden Versuchen die dem Ofen zunächst stehenden Kulturen. Träger ein und derselben Kultur standen zum Teil vom Ofen abgekrümmt, zum Teil aufrecht und späterhin in der Richtung zum Ofen hin nach abwärts gerollt; die Trennungslinie bildete eine Parallele zum Ofen. Demnach scheinen Temperaturen von 28 Grad und darüber unter den obwaltenden Umständen keine negativen Reaktionen mehr hervorzurufen. Bei höheren Temperaturen macht sich im Gegenteil eine Reaktion im entgegengesetzten Sinne geltend. Mit dieser Beobachtung stimmen die bereits S. 439 erwähnten Versuche im Thermostaten bei Temperaturen zwischen 27 und 29 Grad gut überein. Diese

positiven Krümmungen sind aber wohl nicht als thermotropische Reaktionen aufzufassen, da die Träger der betreffenden Kulturen bei Ausdehnung des Versuches bis zum nächsten Morgen zerstört waren. Es ist zu vermuten, daß übermäßige einseitige Transpiration das Kollabieren verursachte.

Alle bisherigen thermotropischen Versuche waren vor einer Wärmequelle in kühlerer Umgebung als diese ausgeführt worden und hatten negative Reaktion ergeben. Im Zusammenhang mit meinen früheren Wachstumsmessungen bei plötzlich erniedrigter Temperatur interessierte auch die Frage:

„Wie verhält sich der Pilz vor einem stark abgekühlten Körper in wärmerer Umgebung, also gegen einseitige Temperaturerniedrigung?" Denn, wenn die Pflanze bei plötzlicher allseitiger Temperaturerhöhung schneller wächst und bei einseitiger Erwärmung negativ reagiert, bei plötzlicher allseitiger Temperaturerniedrigung aber langsamer wächst (Abschnitt II, S. 448), ist es möglich, daß auch einseitige Temperaturerniedrigung auf der kälteren Seite eine Wachstumshemmung und damit eine Krümmung nach dieser Richtung hervorruft. Die folgenden Kälteversuche sollten darüber Aufschluß geben.

c) Versuche mit Eis und mit Kältemischung.

Ein rechteckiges Zinkblechgefäß, dessen Breitseite 12 × 20 qcm hatte, wurde mit zerstoßenem Eis gefüllt und die *Phycomyces*-Kultur möglichst nahe daran geschoben. Die Beobachtung geschah mittels Horizontalmikroskops bei 9,5facher Vergrößerung. Es traten verschieden gerichtete Nutationen von 3—6 Grad auf, d. h. also Ausschläge, welche mit bloßem Auge nicht zu beurteilen sind. Eine Kältemischung hatte den Erfolg, daß die Träger während fast einstündiger Beobachtung ganz gerade wuchsen. Die Temperatur am Innenrand des Gefäßes betrug — 3 Grad in der Entfernung des Trägers + 5 Grad, die Zimmertemperatur 14,9 Grad. Weitere Angaben hierzu bezüglich des Wachstums enthält Tabelle 29 vom 30. IV. 17.

Alle Versuche also, durch einseitige Abkühlung thermotropische Krümmungen zu erzielen, waren erfolglos.

Um vermutliche Feuchtigkeitseinflüsse (Eisgefäß mit Eis und Wasser beschlagen), welche möglicherweise einer thermotropischen Krümmung entgegenarbeiten konnten, tunlichst auszuschalten, wurde die Versuchsanordnung von neuem abgeändert. Hydrotropische Krümmungen sollten durch Aufstellung der Versuche im dampfgesättigten Raum nach Möglichkeit vermieden werden.

5. Versuche unter feuchter Glocke.

a) Versuche mit Kältemischung ohne Heizpatrone.

Zur Aufstellung der Versuche im dampfgesättigten Raume wurde eine große Glasglocke mit Filtrierpapier ausgelegt in einen mit Wasser gefüllten Untersatz gestellt. Unter die Glocke kam

das Zinkgefäß mit Kältemischung von Eis und Salz und davor die Kultur, so daß der Träger ungefähr 1 cm vom Gefäß entfernt stand. In der gleichen Entfernung vom Gefäß hing ein Thermometer in dem dampfgesättigten Raum. Die Glocke wurde immer am Abend vorher schon aufgestellt und am nächsten Morgen Kältemischung und Versuchsobjekt rasch darunter gebracht, um Feuchtigkeitsverluste möglichst zu vermeiden. Ein schmaler Spalt im Filtrierpapier gestattete das Ablesen der Temperatur mittels roter Taschenlampe.

Die Zimmertemperatur bei diesem Versuch betrug 15,5 Grad, das Thermometer in der Glocke zeigte + 3 Grad, also ca. 1 cm vor dem Zinkgefäße, wo auch das Versuchsobjekt stand. Nach einer Stunde war das Gipstöpfchen am Zinkgefäß angefroren, der Träger hatte nicht reagiert. Am nächsten Morgen aber war er stark gewachsen. Das Myzel war also trotz Anfrierens des Töpfchens nicht geschädigt. Ob ein Wachstum des Trägers während des Versuches stattfand, ist nicht zu sagen, da mikroskopische Messung bei dieser Anordnung nicht möglich war. Der Versuch sprach dafür, daß nicht Feuchtigkeitseinflüsse die Krümmung in den vorausgegangenen Kälteversuchen verhindert hatten, sondern die Unempfindlichkeit des Pilzes bei niedriger Temperatur. Neue abgeänderte Versuche sollten weitere Aufklärung bringen.

b) Versuche mit Kältemischung und Heizpatrone.

Der Versuch mit Kältemischung im dampfgesättigten Raum, welcher resultatlos verlaufen war, wurde am 4. V. 17 wiederholt mit der Abänderung, daß in einer Entfernung von 7,5 cm vom Zinkgefäß eine halbe Stunde vor dem Versuch die Heizpatrone eingeschaltet wurde. Nach 40 Minuten erfolgte eine Krümmung von ca. 10—15 Grad, nach 65 Minuten eine Krümmung von 45 Grad zur Kältemischung. Weitere Versuche dieser Art verliefen ähnlich. Es wurden Krümmungen bis zu 90 Grad erreicht bei einer Entfernung von 13 cm zwischen Kältemischung und Heizkörper und einer Versuchsdauer von ca. 2 Stunden. Bei einem solchen Versuch aber, wo nach fast 2stündiger Beobachtung eine positive Krümmung von 45 Grad resultierte, zeigten sich bei Betrachtung des Trägers am Tageslicht an der konvexen Seite der Krümmung perlschnurartig aneinandergereihte Flüssigkeitströpfchen, welche auch bei späteren Versuchen immer beobachtet wurden, sofern diese Versuche unter der feuchten Glocke gemacht wurden. Das Sporangium selbst war dabei im untern Teil kragenartig rings von Flüssigkeit umhüllt.

Ein weiteres Wegrücken des Heizkörpers von der Glasglocke bewirkte schwächere positive Krümmungen von 8—10 Grad oder überhaupt keine. Bei einer Entfernung von 55 cm zwischen der Patrone und dem eisgefüllten Zinkkästchen wurden 5 mm von diesem keine Krümmungen erzielt. Die Vermutung lag nahe,

daß die Versuchsexemplare infolge der einseitigen Tröpfchenansammlung immer zwischen einem Feuchtigkeitsgefälle standen, welches die Krümmung verhindern konnte.

Zur genauen Kontrolle des Temperaturgefälles unter der Glasglocke wurde darin ein zweites Thermometer wie folgt angebracht. Ein kleines Thermometer wurde vorne an dem Zinkkasten befestigt, so daß der oberste von dünner Korkschichte isolierte Teil unbeweglich am Gefäße hing in einer Entfernung von 5 mm; ein zweites kleines Thermometer wurde mittels Draht in der Glocke befestigt, daß es die Wand der Glocke eben nicht berührte. Der Abstand der beiden Thermometer betrug je nach der Aufstellung des Zinkgefäßes 6—7 cm. Die Glocke samt Gefäß war so aufgestellt, daß die Entfernung des Heizkörpers von dem Zinkgefäß 13 cm betrug. Ein Versuch am 21. V. 17 ergab bei einer Temperatur von 15 Grad am Innenrande der Glasglocke und bei einer Temperatur von 9 Grad am 2. Thermometer, also in einer Entfernung von 5 mm vom Eiskasten, nach ca. 2 Stunden eine Krümmung von 90 Grad gegen das Eis. Auch dieser Versuch zeigte wieder die Tröpfchenreihe an der konvexen, also dem Gefäße mit Eis abgewandten Seite. Diese Krümmungen zum Eisgefäße traten immer auf, aber erst nach längerer Versuchsdauer in solcher Intensität. Der Gedanke lag nahe, daß der Pilz bei gleichem Temperaturgefälle und gleicher Versuchsdauer auch bei Zimmerfeuchtigkeit reagiert hätte. Aber sowohl mit Eis als mit Kältemischung erfolgte bei neuen derartigen Versuchen nach 2- und 3stündiger Dauer gar keine Reaktion. Die Temperaturdifferenzen zwischen den beiden Thermometern betrugen zu Anfang des Versuches 8—9 Grad.

Versuche, die Tröpfchenbildung am Träger unter feuchter Glocke durch Umgeben der Wachstumszone mit Paraffinöl zu vermeiden, führten zu keinem Resultat. Die Träger reagierten dann teils positiv teils negativ.

Vermutlich hatte die Berührung der Wachstumszone beim Auftragen des Paraffinöls oder sonstige damit verknüpfte Störung des wachsenden Teiles die Krümmung hervorgerufen.

Es ist zu bemerken, daß vereinzelt auch Krümmungen erzielt wurden, wenn in der Wachstumszone keine Tröpfchenbildung zu sehen war; einmal beobachtete ich einen Träger, welcher auch auf der konkaven Seite einzelne Tröpfchen trug. Aber diese Fälle waren selten und man mußte deshalb damit rechnen, daß hydrotropische Einflüsse sich bei diesen Krümmungen geltend machten.

Im Anschlusse an diese Versuche wurden deshalb einige hydrotropische Versuche gemacht, von welchen später berichtet werden soll.

6. Zusammenfassung und Erörterung der Resultate.

Die Versuche mit einseitiger Wärmewirkung ergaben also bei günstigem Gefälle in Temperaturen zwischen 9 und 28 Grad nur negative Krümmungen. Denn die zum Gefäß mit Eis geneigten

Sporangienträger der Versuche unter Glasglocke mit Heizpatrone am entgegengesetzten Ende sind in bezug auf die Heizpatrone ebenfalls negativ. Ob letztere überhaupt als Wärmereaktion im reizphysiologischen Sinne in Betracht kommen, ist fraglich.

Die Temperatur von 28 Grad bildet scheinbar eine Grenze zwischen negativen und positiven thermotropischen Krümmungen. Diese Temperaturgrenze in der Reaktion der Sporangienträger von *Phycomyces nitens* ist nun merkwürdigerweise auch ungefähr das Optimum seines Wachstums. Wie aus der beiliegenden Temperaturkurve ersichtlich ist, tritt bei ungefähr 29 Grad ein starkes Sinken des Wachstums ein, und wie dort das Wachstum nur noch ein abnormes, gequältes zu sein scheint, so scheinen auch hier die Krümmungen krankhaft zu sein, mehr von einer Erschlaffung des Trägers herzurühren, also nicht thermotropischer Natur zu sein.

Diese Ähnlichkeit zwischen Krümmungsreaktion und Wachstumsreaktion würde sehr gut mit der Theorie Van Tieghems übereinstimmen.

Nach Van Tieghem muß sich die Pflanze, einseitig erwärmt, bei Temperaturen unterhalb ihres Optimums von der Wärmequelle wegkrümmen, da die stärker erwärmte Seite stärker wächst, oberhalb des Optimums dagegen muß sie sich zur Wärmequelle hinkrümmen, da jetzt die stärker erwärmte Seite im Wachsen gehemmt wird.

Gegen diese Anschauung wandte sich Wortmann, da er sie durch seine Versuche nicht bestätigt fand.

Van Tieghems Theorie hat für meinen speziellen Fall viel Bestechendes; mit mathematischer Sicherheit scheint ein Ergebnis aus dem anderen zu folgen. Aber die Untersuchung einer einzigen Pflanze wie *Phycomyces* kann nicht maßgebend sein für ein Prinzip von so allgemeiner Bedeutung.

Denn was für eine einzellige Pflanze wie *Phycomyces* gilt, müßte in dieser Hinsicht wohl auch für vielzellige Pflanzen und nicht nur für Sprosse, sondern auch für Wurzeln gelten.

Abgesehen von den nicht einwandfreien Versuchen an Sprossen fand Wortmann auch bei Wurzeln verschiedener Pflanzen gerade in den höheren Temperaturen negative, unterhalb des Temperaturoptimums aber positive Krümmungen. Van Tieghem selbst hat seine Theorie durch Versuche nicht bewiesen.

Die Übereinstimmung meiner Resultate mit Van Tieghems Theorie kann demnach eine zufällige sein.

Der Krümmungswinkel scheint bei Einwirkung eines konstanten Temperaturgefälles in den ersten 30 Minuten proportional der Versuchsdauer zuzunehmen. Wenigstens verliefen die mit Horizontalmikroskop gemessenen Krümmungen in diesem Sinne. (Tabelle 27 und 28.) Die stärkste Krümmung tritt gewöhnlich nach $^1/_2$ Stunde bis 45 Minuten ein.

Bei den Versuchen mit elektrischem Ofen als Wärmequelle hätten diese Beobachtungen nicht gemacht werden können, da dort die Kulturen weiter von der Wärmequelle entfernt standen

und die Temperatur, wie aus den Tabellen 30 und 31 hervorgeht, an den einzelnen Aufstellungspunkten mit jeder Stunde stieg und höhere Temperatur, bis zu 28 Grad ungefähr, auch stärkere Krümmung hervorruft.

Wie kommt es nun, daß *Phycomyces* bei niedrigen Temperaturen nur unter der feuchten Glocke reagierte, aber nicht bei Zimmerfeuchtigkeit? —

Das Temperaturgefälle war in beiden Fällen ungefähr gleichgroß — zwischen zwei Thermometern bei und hinter den Versuchsexemplaren, welche 6—7 cm voneinander entfernt standen, betrug die Temperaturdifferenz 6—9 Grad. Nur die das Gefälle verursachenden Temperaturen waren verschieden. Während die Temperaturen eines Versuches unter der Glasglocke 9 und 15 Grad betrugen, zeigten die Thermometer der frei im Zimmer angestellten Versuche 12 und 20 Grad, in den ersten Kälteversuchen betrug die Temperatur dort, wo der Träger stand, nur 5 Grad.

Wo war also die Ursache des Ausbleibens der Reaktion zu suchen?

Auffallend war, daß die Krümmungsstellen bei den Versuchen unter der Glocke fast ausschließlich die schon erwähnten Flüssigkeitströpfchen an der konvexen Seite trugen. Sollten also diese Krümmungen nicht thermotropischer Natur, sondern eine Folge hydrotropischer Reizung infolge dieses Kondenzwassers sein?

Eine feuchte Glocke ist kein ideal dampfgesättigter Raum und mit einem Temperaturgefälle muß notwendigerweise immer ein Feuchtigkeitsgefälle verbunden sein.

Über die Größe des Feuchtigkeitsgefälles in der Glasglocke aber, welche beim Vergleich hätte herangezogen werden müssen, konnte man keine Vorstellung erhalten, da ein Anbringen von Hygrometern infolge des beschränkten Versuchsraumes unmöglich war.

Durch einige orientierende Versuche wollte ich mich überzeugen, ob und wie *Phycomyces* auf Feuchtigkeit reagiert.

B. Hydrotropismus.

Wie Wortmann fand auch Steyer bei den Sporangienträgern von *Phycomyces* negativen Hydrotropismus. In einer Entfernung von 0,4—1,4 cm von der feuchten Fläche aber erhielt Steyer positive Krümmungen, also Krümmungen zur Feuchtigkeit. Meine Erfahrungen mit *Phycomyces* bezüglich Krümmungen erheischten eigene Orientierung und Nachprüfung dieser Versuche.

Durch einen Kontrollversuch bei Zimmertemperatur sollte zunächst ermittelt werden, ob die Sporangienträger unter feuchter Glocke bei möglichster Vermeidung von Temperaturdifferenzen hydrotropisch reagieren.

Unter rotierender feuchter Glocke (zur Vermeidung von Temperaturdifferenzen) wurde folgender Versuch im Dunkelzimmer

aufgestellt: Ein isolierter Sporangiumträger kam dicht vor ein mit einem Wassertropfen befeuchtetes Deckgläschen so, daß das Sporangium noch unterhalb des oberen Randes stand. Dieser Rand war vorher etwas abgeschmolzen worden, hatte also seine scharfe Kante verloren.

War nun der Träger nicht mit dem Wassertropfen in Berührung, so erfolgte auch nach stundenlanger Rotation keine Krümmung.

In Berührung mit der Wasserschichte aber müssen bei dem allmählichen Emporwachsen über den geglätteten Rand des Deckgläschens doch Kontaktreize stattgefunden haben, denn die Träger waren dann immer etwas über das Deckgläschen hinweggebogen, vielleicht auch durch die Adhäsion des Wassers gezwungen, sich zu krümmen. Bei einem solchen Versuch wuchs der Träger zwar gerade, aber am nächsten Morgen hatte er in der Wachstumszone einen „Seitensproß" getrieben. (Solche Verzweigungen kamen in meinen Versuchen häufiger vor, besonders wenn Kontaktreize dabei im Spiele waren.) Da aber vor dem Eintritt der Verzweigung das Wachstum oft stundenlang still steht, wie ich mich durch Messungen überzeugt hatte, so kann in diesem Falle der baldige Wachstumsstillstand Ursache des Nichtreagierens gewesen sein.

Da also eine ständige einseitige Benetzung des Trägers in der Wachstumszone ohne Berührung derselben überhaupt nicht möglich ist, war eine Wiederholung des Versuches zwecklos.

Weitere Aufklärung konnten deshalb nur hydrotropische Versuche mit größerem Feuchtigkeitsgefälle bringen.

1. **Vorversuche im Dunkelzimmer.**

Ein Stück Pappe dauernd mit Wasser getränkt, erwies sich als ungeeignet, da sich Pappe wirft, keine gerade Fläche mehr bietet und ein dichtes Anschieben der Sporangienträger an die feuchte Fläche dadurch unmöglich wird.

Versuche mit feuchtem Ziegelstein und mit einem Torfstück in Wasser von Zimmertemperatur getaucht, ergaben widersprechende Resultate in gleichen Entfernungen oder keine Reaktion.

Nach diesen Fehlversuchen trachtete ich darnach, besonders Temperaturdifferenzen zu vermeiden. Für weitere Versuche wurde deshalb der Thermostat benützt.

2. **Versuche im Thermostaten.**

Zur Vermeidung störender Feuchtigkeitseinflüsse durch die Kultur selbst, wurden die Gipstöpfchen samt Inhalt mit Stanniolpapier umwickelt und die Stannioldecke mit einigen feinen Löchern versehen, so daß nur wenig Sporangienträger hindurchwachsen konnten.

Um die während des Einstellens in den Thermostaten unvermeidlichen einseitigen Temperatureinflüsse nach Möglichkeit unwirksam zu machen, wurde ausnahmsweise der Versuch zu einer

Zeit begonnen, wo das Sporangium noch nicht vollendet war, wo das Wachstum also noch eingestellt ist und folglich noch keine Reaktion auf äußere Einflüsse stattfindet.

Zur Herstellung eines stärkeren Feuchtigkeitsgefälles kam in den Thermostaten auf eine Seite ein mit Wasser vollgesogenes dickes Löschpapier, welches an einem ┬-förmigen Glasrohr befestigt war und mittels Pfropfen in einem mit Wasser gefüllten Fläschchen stak, von wo aus das Papier durch die Saugkraft eines durch das Glasrohr geführten Dochtes eben feucht gehalten wurde. Auf der anderen Seite, dem feuchten Fließpapier gerade gegenüber, stand eine Schale mit einigen frischen Ätznatronstangen. Zwischen Papier und Ätznatron lag eine Strecke von ca. 36 cm. In der Nähe des Fließpapiers und des Ätznatrons war je ein Hygrometer befestigt. Der Feuchtigkeitsunterschied betrug gewöhnlich nach 1—1½ Stunden 5—7 %, die Temperatur im Thermostaten ca. 21 Grad. Bei einem ersten Versuch am 17. I. 17 betrug das Feuchtigkeitsgefälle nach sechsstündigem Versuch 4,8 %, anfangs 2 %. Nach 6 Stunden hatten die Träger aber nicht reagiert, weil das Entwicklungsstadium ungünstig gewählt war; die Träger hätten älter sein sollen.

Für einen zweiten Versuch wurden deshalb etwas ältere Exemplare in einem Stadium verwendet, deren Köpfchen eben anfing grau zu werden. In diesem Stadium ist das Wachstum anfangs noch ziemlich gering, so daß man annehmen darf, daß kurz dauernde Temperaturdifferenzen noch ohne Wirkung bleiben. Zeit, Temperatur- und Feuchtigkeitsbeobachtung sind in der folgenden Tabelle angegeben.

Zeit	Temperatur	Feuchtigkeit	
		H_2O	NaOH
12^{10}	21,22°	50 %	47 %
3^{16}	21,33°	65 %	60 %
4	21,39°	65 %	60 %
5^{55}	21,3°	69 %	62 %

Von den drei Versuchskulturen stand eine dicht vor dem feuchten Fließpapier, eine zweite dicht vor dem Ätznatron, eine dritte mitten zwischen beiden, also ca. 18 cm sowohl vom Wasser als vom Ätznatron entfernt.

Am Schlusse der Beobachtung war der Träger der erstgenannten Kultur weder zum Wasser noch zum Ätznatron, sondern senkrecht zu dieser Richtung etwas gegen die Türseite des Thermostaten abgebogen, hatte also nicht hydrotropisch reagiert.

Der zweite vor dem Ätznatron stehende Träger war im Winkel von 30—40° zum Wasser hingekrümmt, und der dritte Träger stand fast rechtwinklig in derselben Richtung.

Die weit von dem Wasser entfernt stehenden Träger hätten also positiv reagiert.

Eine Wiederholung des Versuches mit 2 Kulturen und einer Feuchtigkeitsdifferenz von 6 % am Schluß der Beobachtung hatte folgendes Resultat:

Der direkt vor der feuchten Fläche stehende Träger stand ca. 15° abgebogen, der zweite vor dem Ätznatron war in großem Bogen in derselben Richtung rechtwinklig gekrümmt. Beide Träger hätten also negativ hydrotropisch reagiert. Der zweite Träger machte dabei den Eindruck, als sei er infolge geringer Turgeszenz gebogen.

Bei einigen anderen Versuchen dieser Art reagierten die der Feuchtigkeit zunächst stehenden Träger meist negativ.

3. Versuch nach Steyer.

Da meine hydrotropischen Versuche zu keinem eindeutigen Resultate geführt hatten, wurde Steyers diesbezüglicher Versuch wiederholt.

Steyer bedeckte eine mit Wasser gefüllte Kristallisierschale mit einer in der Mitte durchschnittenen Glasplatte so, daß ein schmaler Spalt das Einstecken einer einseitig mit Fließpapier bedeckten Glasplatte gestattete. Diese Glasplatte stand senkrecht in der Schale, und der in das Wasser reichende Teil des Fließpapiers saugte ständig Wasser nach. Die durchschnittene Glasplatte wurde mit Wachs auf der Kristallisierschale befestigt und vor der auf diese Weise ständig feucht erhaltenen senkrechten Fläche das Versuchsmaterial aufgestellt.

Dieser Versuch Steyers wurde genau nachgeahmt mit der einzigen Abänderung, daß die Kulturen nicht frei auf Brotwürfeln gezogen und mit durchlochten Glimmerplättchen bedeckt, sondern in Gipstöpfchen allseitig mit Stanniolpapier bedeckt wurden. Auf der Strecke eines Durchmessers waren mit spitzer Nadel in gleichweiten Abständen 3 Löcher eingestochen, so daß 2 davon den Rand des Töpfchens erreichten. Nur durch diese Löcher konnten einige Träger emporwachsen. Zwei Kulturen mit je zwei Trägern wurden möglichst nahe an die feuchte Fläche hingebracht. Die Versuchstemperatur betrug 16,2 Grad. Das Resultat sprach weder für noch gegen Steyers Behauptung, insofern nur ein Träger 3 mm von der feuchten Fläche kaum merklich abgebogen war, die übrigen aber gerade standen.

4. Ergebnis und Rückschlüsse.

Mangels überzeugender einheitlicher Reaktionen gab ich die hydrotropischen Versuche schließlich auf. Häufig waren die Träger in nächster Nähe der Feuchtigkeit (3 mm entfernt) von dieser weggekrümmt. Mit Sicherheit ist jedoch daraufhin nicht auf hydrotropische Reaktion zu schließen, da die Krümmungen zuweilen auch in anderer Richtung erfolgten.

Man kann auch beobachten, daß Kulturen in Wasser stehend mit einem Glaszylinder umgeben straffer nach oben wachsen, als solche ohne Glaszylinder. Letztere wachsen stärker nach außen. Es

fragt sich nur, wie weit z. B. geringe Luftbewegung bei der Zartheit und Biegsamkeit der Sporangienträger oder thermische Einflüsse Rolle spielen. Anfänglich hatte ich meine Kulturen vor der eine Präparation auf einem Brett stehen, welches von den darunter weglaufenden Röhren der Heizung zuweilen sehr warm wurde. Solange dies der Fall war, wuchsen die Träger sehr krumm. (Die Kulturen standen dabei unter Dunkelzylinder in Wasser.) Eine Aufstellung möglichst von der Heizung entfernt half dem Übelstande ab. Eine Erklärung für das Ausbleiben der thermotropischen Reaktionen bei niedriger Temperatur frei im Dunkelzimmer oder für das Reagieren unter der feuchten Glocke (S. 469 u. 470) war also durch diese hydrotropischen Versuche nicht gegeben.

Möglicherweise werden die Sporangienträger in niedriger Temperatur weniger oder überhaupt unempfindlich gegen äußere Reize. Damit würde übereinstimmen, daß selbst Lichtreize (Tageslicht und künstliches Licht) nach derartigen Versuchen oft erst nach Stunden schwache Reaktion verursachten.

Die Reaktion unter der Glasglocke (bei noch niedrigerer Temperatur) wäre dann nur eine scheinbare Reizreaktion, in Wirklichkeit aber vielleicht eine Folge schwächerer Turgeszenz. Das stark abgekühlte Myzel (die Versuchskulturen waren häufig an dem als Unterlage dienenden Porzellanteller oder am Eiskästchen angefroren) ist möglicherweise nicht im Stande, das durch Transpiration verloren gegangene Wasser zu ersetzen. Wie aber wäre damit ein Krümmen konstant nach der kälteren und damit feuchteren Seite in Einklang zu bringen? — Man könnte annehmen, daß der bei Aufstellung des Trägers anfänglich allein wirksame einseitige Temperatureinfluß für die spätere Krümmungsrichtung maßgebend wäre, indem eine minimale Krümmung in der Richtung von der Wärmequelle zum Eisgefäß das Schwergewicht nach dieser Seite verlegte. Bei Abnahme der Turgeszenz müßte dann der oberste biegsamste Teil des Trägers, dem Einfluß der Schwere folgend, sich gegen die kältere Seite krümmen. Die einseitige Tröpfchenansammlung bei den Versuchen unter der feuchten Glocke wäre dann bedeutungslos.

Eine häufige Verlegung des Schwergewichtes nach der kälteren Seite wäre auch damit zu begründen, daß für diese Versuche nur Träger verwendet wurden, welche entweder ganz senkrecht standen oder etwas schräg nach außen. Träger, welche schräg nach innen standen, waren nicht zu brauchen, da selbst bei Berührung zwischen Kultur und Eiskästchen die Entfernung zwischen Träger und letzterem zu groß geworden wäre.

Es ist vielleicht nicht richtig, Krümmungen, trotzdem sie bei Wärmedifferenzen so deutlich und konsequent auftraten, thermotropische zu nennen, insofern sie möglicherweise nur indirekt durch Wärmeeinflüsse hervorgerufen sein können, indem stärkere Erwärmung die Feuchtigkeit vermindert.

Ob die beiden Faktoren Wärme und Feuchtigkeit nicht überhaupt zusammenwirken müssen, und welche Rolle jeder Faktor dabei spielt, dürfte nicht leicht festzustellen sein.

Ich muß daher die Frage, ob in meinen Temperaturversuchen ein direktes Reagieren auf Wärme oder Feuchtigkeit vorliegt, offen lassen.

Nur der Umstand, daß ich bei einseitiger Erwärmung immer eindeutig negative Krümmungen erhielt (mit Ausnahme der Versuche bei niedriger Temperatur, welche keine Reaktion ergaben, und der positiven Krümmungen bei 28 Grad), bei einseitig wirkender Feuchtigkeit dagegen nicht, bewogen mich, die Krümmungen in meinen Versuchen als thermotropische Reaktionen aufzufassen.

C. Phototropismus.

Der einzellige Bau und die große Lichtempfindlichkeit der Sporangienträger von *Phycomyces* sind Eigenschaften, welche ihn mit Vorliebe zum Gegenstand phototropischer Studien machten.

1892 und 1897 untersuchte Oltmanns den Pilz auf positiven und negativen Phototropismus, 1901 prüfte Steyer in einigen Versuchen seine Empfindlichkeit in und unterhalb der Wachstumszone und seine Perzeptionsfähigkeit im narkotisierten Zustande. 1908 bestimmte Blaauw seine phototropische Reizschwelle, seine Empfindlichkeit gegen verschiedenwellige Lichtstrahlen und die Wirkung verschiedenwelliger Lichtstrahlen auf den Träger.

Meine phototropischen Versuche bezweckten, die Sporangienträger von *Phycomyces nitens* in verschiedenen Höhen des Trägers auf ihre Lichtempfindlichkeit zu prüfen.

Die ersten orientierenden Versuche unterhalb der wachsenden Zone ließen auf akropetale Reizleitung schließen.

Zahlreiche, wiederholt abgeänderte Versuche, welche vielfach an der Zartheit des Versuchsobjektes scheiterten, bestätigten dieses Ergebnis jedoch nicht, sondern lenkten die Aufmerksamkeit in andere Bahnen und führten schließlich zu den bereits geschilderten Temperaturversuchen.

Daß auf jede mögliche Weise der Versuch gemacht wurde, bezüglich akropetaler Reizleitung Klarheit zu gewinnen, und wie schwierig es war, in dieser Frage eine Entscheidung dafür oder dagegen zu treffen, soll die folgende kurze Schilderung der Versuche und ihrer Resultate dartun.

1. Allgemeine Versuchsanordnung und Orientierungsversuche.

Die Kulturen wurden, wie für die thermotropischen Versuche, bei 18—20 Grad im Dunkelzimmer gezogen, die Sporangienträger am Tage vor dem Versuch mit kleinem, gelben Köpfchen am Rande des Töpfchens isoliert und am folgenden Morgen verwendet.

Für die ersten orientierenden Versuche dienten kleine Zylinder aus Weißblech, welche den darnach geformten Gipstöpfchen

lichtdicht aufgesetzt werden konnten. Der oberhalb des Gipstöpfchens befindliche Teil jedes Zylinders trug einen 5 mm langen, 1 mm hohen Spalt in verschiedenen Höhen.

Maß also z. B. ein Sporangienträger am Rande des Gipstöpfchens genau gemessen 4 cm und befand sich die Spalt mitte in einer Höhe von 4 cm (gerechnet von der Stelle an, wo der Zylinder auf dem Gipsrande aufsaß), so wurde gerade das Sporangium von einem horizontal einfallenden Lichtbündel getroffen, befand sich dagegen die Spaltmitte in einer Höhe von 3,9 cm, so wurde derselbe Träger genau in der Wachstumszone getroffen.

Die Aufstellung war folgende: Eine Wotan-Zentrallampe von 76 MK wurde in passender Höhe in einen lichtdicht schließenden Kasten mit viereckigem Ausschnitt gestellt. Der Ausschnitt wurde mit schwarzem Kartonpapier verschlossen, welches einen horizontal laufenden Spalt von ca. 2 cm Länge und 2 mm Höhe trug. Diesem Lichtspalt gegenüber wurde die vorsichtig mit berußtem Zylinder bedeckte Versuchskultur aufgestellt, so daß die Mitte des durch die Lampe hervorgerufenen Lichtstreifens auf den Spalt im Blechzylinder fiel. Die Aufstellung dieser Versuche erfolgte im Dunkelzimmer, wo auch die Kulturen standen.

Die Entfernung des Lichtpunktes vom Objekt variierte zwischen 70 cm und 1,25 m. Belichtet wurde anfänglich nur 10—15 Minuten, in den späteren Versuchen dagegen $^1/_2$ Stunde und länger.

Nach den 25 ersten Versuchen waren 18 Träger negativ, 2 Träger positiv gekrümmt, 3 hatten überhaupt nicht reagiert, 2 hatten abwechselnd positiv und negativ reagiert. Alle Träger waren, mit wenig Ausnahmen, unterhalb der wachsenden Zone belichtet worden an Stellen, wo keine Krümmung auftritt. Da aber im obersten, wachsenden Teil des Trägers eine Krümmung stattfand, war die Annahme berechtigt, daß der Träger den Lichtreiz an der belichteten reaktionsunfähigen Stelle perzipiert und nach oben in die wachsende, reaktionsfähige Zone weitergeleitet habe.

Dieses Ergebnis schien der näheren Untersuchung wert, zudem die langen Fruchtträger mit ihrer scharfbegrenzten kurzen Wachstumszone wie geschaffen für derartige Versuche schienen.

Guttenberg hat zwar aus seinen Versuchen an Avenakeimlingen infolge abgeschwächter Spitzenreaktion bei entgegengesetzter basaler Belichtung auf akropetale Leitung von Lichtreizen geschlossen, aber eine phototropische Krümmung infolge akropetaler Reizleitung ist bisher nicht bekannt.

Bei der großen Lichtempfindlichkeit dieser Pflanze (welche ich übrigens anfangs überschätzte) mußte man damit rechnen, daß vielleicht doch einzelne Lichtstrahlen infolge Reflexion an der Rückwand des Zylinders oder nicht ganz horizontalen Verlaufs in die Wachstumszone nach oben gelangten und dort die Reaktion hervorriefen.

Es galt deshalb vor allem Mittel und Wege zu finden, eventuelle Reflexionen von Lichtstrahlen zu vermeiden und möglichst parallele Strahlen wirken zu lassen.

Die weiteren Versuche wurden deshalb nach diesem Prinzip im wesentlichen auf zweierlei Art gemacht. Nach der ersten Art wurde der Träger knapp unterhalb der wachsenden Zone (2 mm unter der Köpfchenbasis) lichtdicht in zwei Teile geschieden so, daß der unterhalb der Abdichtungsstelle befindliche Teil des Trägers von Lichtstrahlen getroffen werden konnte, während der obere Teil lichtdicht zugedeckt war. Nach der zweiten Art erfolgte die Belichtung durch ein mit schwarzem Samt ausgekleidetes Glasrohr mit Lichtspalt an einem Ende.

2. **Versuche.**

a) 1. Methode: Abdichtung des Trägers unterhalb der Wachstumszone.

Ein Blechgestell mit durchlochter, unten berußter Platte, dessen vier Füße auf einem schwarzen Brett festgeschraubt waren, diente als Unterlage für das Abdichtungsmaterial des oberen zuzudeckenden Teiles des Trägers. Dieser wurde, bei senkrechter Beleuchtung von oben, ohne Berührung durch das kleine Loch (2 mm Durchmesser) nach oben geführt und so aufgestellt, daß der wachsende Teil des Trägers eben herausragte. Der zwischen Träger und Loch befindliche Spielraum mußte mit passendem Material lichtdicht ausgefüllt werden. Zu dem Zwecke wurde mit schwarzer chinesischer Tusche angerührter Gips in dünnflüssigem Zustande mit feinem Pinsel rundherum bis zum Träger hin aufgetragen. Setzte man nun auf die mit schwarzem Filz beklebte Blechplatte des Gestells ein hutförmiges, schwarzes Pappzylinderchen, das mit schwarzem Tuchrand versehen und am Rande beschwert war, so konnte man überzeugt sein, daß kein Licht zur wachsenden Zone gelangen konnte.

Der so für den Versuch präparierte Träger stand dann immer noch $^1/_2$ Stunde dunkel bis zur Belichtung, um eventuell während des Abdichtens eingetretene, störende Lichteinflüsse unwirksam zu machen. War der Träger nach Verlauf $^1/_2$ Stunde noch ganz gerade, so wurde die gegenüber im Kasten befindliche Versuchslampe angedreht, deren spaltförmiger Lichtschein gerade auf den Rand der Blechplatte fiel, so daß der ganze untere Teil des Trägers beleuchtet wurde. Nach mehreren Versuchen und Kontrollversuchen erwies sich aber die Methode als unbrauchbar, da das Eingipsen des Trägers wohl beim Trocknen des Gipses einen gelinden Druck hervorrief, denn bei genauer Betrachtung traten bei allen derartig behandelten Trägern, ob belichtet oder nicht, Plasmastockungen auf und nach einigen Stunden hing in den meisten Fällen der krümmungsfähige Teil geknickt und schlaff am Träger. Andere Exemplare, die gut weiterwuchsen, waren wellenförmig gekrümmt, so daß die erste Welle am stärksten, die folgenden (in derselben Richtung) immer schwächer wurden.

Die Versuche wurden wiederholt, statt Gips aber geschwärzte 12- und 17 %ige Gelatine zum Abdichten verwendet. Gelatine hatte den Nachteil, daß sie gewöhnlich beim Verflachen des Gelatinewalles um den Träger diesen einseitig etwas nach sich zog und so Krümmungen verursachte.

Schließlich wurden alle möglichen weichen Materialien verwendet: Kakaobutter mit Zeichenkreide, mit Tusche, mit Tierkohle geschwärzt, schwarze Watte, gezupfte und pulverisierte schwarze Seide.

Zuletzt wurde in ein ähnliches Blechgestell mit etwas größerem Loch ein schwarzes Papiertrichterchen gesteckt, in dessen Mittelpunkt der Sporangiumträger ca. 3 mm über den Rand der unteren engen Trichteröffnung emporragte. Der enge Raum zwischen Träger und Trichter am Grunde wurde sehr vorsichtig mit Ruß lichtdicht abgeschlossen und zuletzt wieder das Pappzylinderchen aufgesetzt. Aber die Trichteröffnung wurde immer schon nach einiger Zeit durch Hindurchgleiten kleiner Rußflöckchen undicht.

Gewöhnlich wurden auch bei den Abdichtungsversuchen negative Reaktionen erzielt, wenn auch zuweilen die Richtung nicht ganz genau negativ war; positive Reaktionen gehörten zu den Seltenheiten. Aber da auch Kontrollversuche oft negativ reagierten und die Krümmungen auch nach der Belichtung noch stundenlang andauerten und nach kurzem Senkrechtwachsen häufig eine Wiederholung der ersten Krümmung zeigten, mußten die Versuche beargwöhnt werden. Wenn ich damals glaubte, dem unzulänglichen Abdichtungsmaterial allein die Schuld an den Krümmungen beimessen zu müssen, bin ich heute überzeugt, daß vielleicht ebenso oft Temperatureinflüsse mitbeteiligt waren. Bei der Aufstellung meiner Versuche hatte ich nämlich immer die Standorte so gewählt, daß die dem Lichte zugekehrte Seite auch mehr Wärme empfing.

Anfangs standen die Versuchskulturen in der Nähe der Außenmauer (der einzigen im Raum), die Lampe ungefähr in der Mitte des Zimmers. Später stellte ich die Versuche um 90 Grad gedreht gegen die vorige Richtung auf. Der Kasten mit der Lampe stand dann auf einem Brett, unter welchem die geöffnete Heizung hinweglief, die Kulturen an der gleichen Stelle wie vorher. Eine Aufstellung umgekehrt, also die Kulturen auf dem Brett und die Lampe in der Mitte, war von vornherein ausgeschlossen, da ich (wie bereits erwähnt) dort infolge der starken Erwärmung von unten nur krumme Exemplare erhalten hatte.

b) 2. Methode: Belichtung des frei im Raume stehenden Trägers durch ein Glasrohr.

Zu gleicher Zeit mit den Abdichtungsversuchen wurden im Dunkelzimmer nebenan Belichtungsversuche durch ein Glasrohr angestellt. Der Hauptvorteil dieser Versuche bestand darin, daß die bei längerer Belichtung mit stärkerer Lichtintensität auf-

tretende Erwärmung des Raumes vermieden wurde, indem die Lampe außerhalb des Dunkelzimmers aufgestellt wurde, so, daß durch ein enges Rohr nur möglichst parallele Lichtstrahlen zum Versuchsobjekt gelangten und dieses selbst uneingeengt im dunklen Raume stand, wo vorher stundenlang jede Türfuge auf ihre Lichtundurchlässigkeit geprüft worden war.

Es wurde davon abgesehen, die Lichtstrahlen durch eine Linse parallel zu richten, da in diesem Falle wegen starker Absorption der Lichtstrahlen größere Lichtintensität nötig gewesen wäre, welche wiederum die nötige Kühlung der Lichtstrahlen erschwert hätte.

Die Versuchsanordnung war folgende:

In einem Türausschnitte des Dunkelzimmers wurde lichtdicht ein 33 cm langes Glasrohr eingesetzt, dessen Innenseite mit schwarzem Samt straff ausgekleidet war, so daß die lichte Weite des Rohres 1 cm im Durchmesser hatte. Auch die Außenseite wurde mit schwarzem Samt umwickelt. Am Ende des Rohres saß lichtdicht eine schwarze Papierkappe, welche einen 5 mm langen, 3 mm hohen Spalt trug. Vor demselben war auf Stativ eine schwarze Metallscheibe mit verstellbarem Spalt befestigt. Die Versuchskultur stand auf einem kleinen festgeschraubten Gestell mit Mikrometerschraube, welche auch während des Versuches im Dunkeln ein Heben und Senken des Trägers nach Belieben gestattete und z. B. (bei dem schnellen Wachstum der Träger) für Köpfchenbelichtung unentbehrlich war. Der für diese Zwecke immer am Rande des Gipstöpfchens isolierte Träger konnte auf dem Gestell dicht an den Spalt hingebracht werden. Vor das offene Ende des Rohres außerhalb des Dunkelzimmers wurde eine Wotan-Halbwattlampe von 250 Kerzen aufgestellt (zu Anfang der Versuche eine Wotan-Zentrallampe von 76 Kerzen). Die durch die beiden Spalte gelangten Lichtstrahlen erzeugten auf einem 0,5—1 cm vom Spalt abstehenden Träger einen ca. 1 mm hohen, scharf begrenzten Lichtstreifen. Reflexlicht war durch die mattschwarzen Wände ausgeschlossen. Zur Belichtung während der Aufstellung diente eine rote 16-Kerzen-Lampe genau senkrecht über dem Träger aufgehängt. Die Krümmungen wurden zum Teil mittels einer 2 m entfernt stehenden 12-Kerzen-Lampe beobachtet, welche unter einer mit starker Saffraninlösung gefüllten Sachsschen Glocke stand.

Die Aufstellung im Dunkelzimmer erfolgte auf einem Brett, welches auf zitterfestem, in die Mauer eingebauten Steintische ruhte. Dieser Umstand ist von Wichtigkeit, da auf anderen Tischen der Träger bei der geringsten Bodenerschütterung in Schwingung gerät, und so ein dichtes Anschieben an den Lichtspalt unmöglich wird, da eine Berührung des Trägers mit der Metallscheibe ein Hinkrümmen zur Folge hätte.

Am 18. I. 16 kam zur Kühlung eine Küvette mit Wasser zwischen Lampe und Glasrohr, wobei das Wasser von Zeit zu Zeit erneuert wurde. Von dieser Kühlung wurde jedoch bald wieder abgesehen, da die Belichtung dadurch sehr schwach geworden war.

Mit Benützung einer 250-Kerzen-Lampe vom November 1916 ab mußte notwendigerweise eine kleine Kühlanlage eingeschaltet werden. Diese bestand in einem kleinen Wasserbehälter mit Zu- und Abfluß. Die Vorder- und Rückwand des Behälters bildete ein 4,5 cm langes, 2,5 cm breites Deckglas, wie sie für mikroskopische Präparate verwendet werden. Der Lichtstrahl hatte in diesem Falle nur die dünnen Deckglaswände und eine ca. 12 mm dicke Schichte Wasser zu passieren. Genügender Zu- und Abfluß ermöglichten eine Wasserwärme von Zimmertemperatur und darunter bei möglichst geringer Absorption der Lichtstrahlen durch Glaswand und Wasser.

Das Versuchsexemplar wurde gewöhnlich $^1/_2$—1 Stunde vor der Belichtung vor den Spalt gestellt. Nur wenn der Träger während dieser Zeit gerade gewachsen war, wurde er zum Versuch verwendet.

Bei Belichtung unterhalb der Wachstumszone blieb der Träger während der ganzen stundenlangen Versuchszeit in der gleichen Höhe stehen. Bei den in den Tabellen vorgezeichneten Versuchen aber, wo es sich um die wachsende Zone und das Sporangium handelt, wurde der schnell wachsende Träger durch Drehen an der Mikrometerschraube ständig gesenkt, damit das Licht immer in der gleichen Höhe (vom Scheitel an gerechnet) wirkte.

Da ich diese Versuche mit der Köpfchenbelichtung begann und das Sporangium von Teilen des Trägers auch bei dieser punktartigen Belichtung gut zu unterscheiden ist, war es nicht allzu schwierig, Grad und Tempo der Senkung für die Belichtung unterhalb des Köpfchens im Dunkel zu erraten. Zur Sicherheit aber wurde bei den Belichtungen in einer Höhe von zwei und drei Millimetern unter der Köpfchenbasis immer nach einiger Zeit die rote Lampe angedreht. Die Köpfchenbelichtung und die der direkt anstoßenden Zone konnten natürlich besser voneinander getrennt werden, da die Sporangienbasis eine deutlich erkennbare Grenze bildet.

3. **Ergebnis.**

Die Untersuchung des Trägers auf seine Empfindlichkeit gegen Lichtreize nach der 2. Methode ergab:

Bei Belichtung unterhalb der Wachstumszone erfolgt keine Krümmung in der Richtung der Lichtstrahlen. Schon in einer Entfernung von 2—3 mm unter der Köpfchenbasis unterbleibt die Reaktion, wie aus Tabelle 33 hervorgeht; denn die Krümmung tritt verhältnismäßig spät ein und wechselt beständig die Richtung.

Direkt unterhalb der Sporangiumbasis in einer Ausdehnung von 1 mm nach unten zeigt der Träger die größte Empfindlichkeit. Auch noch einen weiteren Millimeter nach unten können bei sehr ausgedehnter Wachstumszone anscheinend noch Lichtreize perzipiert und Reaktionen hervorgerufen werden (aber bedeutend schwächere).

Das Köpfchen selbst scheint entweder weniger empfindlich gegen Lichtreiz zu sein als die wachsende Zone oder ihn weniger gut weiter zu leiten. Tabelle 32 enthält z. B. Versuche, bei welchen in einer Entfernung von 40 cm eine 76-Kerzen-Lampe verwendet wurde. Diese Lichtstärke scheint nicht zu genügen, um bei Belichtung des Sporangiums eine Krümmung hervorzurufen, daher die üblichen, meist negativen Krümmungen (Temperatureinfluß!). Ließ ich jedoch denselben Träger, ohne ihn zu senken, weiter wachsen, daß also schließlich das Licht die wachsende Zone traf, so trat positive Krümmung ein — vielleicht ein Zeichen erhöhter Empfindlichkeit dieser Stelle, vielleicht aber auch ein Zeichen stärkerer Hemmung der Reizleitung im Sporangium.

Weitere Versuche mit Köpfchenbelichtung enthält Tabelle 32. Hier hat vielleicht die im Vergleich zur Zimmertemperatur niedrigere Wassertemperatur mit der größeren Lichtstärke (250 Kerzen) zusammengewirkt und positive Reaktion verursacht. Auffallend sind in Tabelle 32 die Verzweigungen zweier Träger und merkwürdig ist, daß gerade die belichteten am nächsten Morgen zwei sekundäre Sporangienträger getrieben hatten, während einige unbelichtete, seitlich stehende Exemplare derselben Kultur keine Neigung dazu zeigten. Aus der Verzweigung erklärt sich auch das Nichtreagieren der beiden Träger, da dieser mit Beginn der Verzweigung nicht mehr wächst.

Der Einfluß sehr warmer Lichtstrahlen auf den Träger zeigte sich in ganz auffallender Weise bei einem Versuch am 21. I. 16, wo ich der Kontrolle halber das in der Glasküvette befindliche Wasser während fast 6 stündiger Belichtung nicht erneuerte. Das Wasser hatte anfangs eine Temperatur von 18 Grad. Im Versuchszimmer zeigte das Thermometer 21,7 Grad. Nach 40 Minuten war die Temperatur des Wassers auf 28 Grad gestiegen und der Träger sehr deutlich negativ gekrümmt. Nach 5 Stunden betrug die Temperatur des Wassers 44 Grad und der gekrümmte Träger wuchs in ganz schlaffem Zustande nach unten, so daß der abgebogene Teil bei einer Bewegung sich baumelnd hin- und herdrehte. Am folgenden Morgen war derselbe Träger horizontal weiter gewachsen.

Bei diesem Versuch ist zu erwägen, daß die Belichtung nicht etwa in der Wachstumszone, sondern 1 cm unterhalb des Scheitels erfolgte, und daß die Lichtzone dort nur eine Höhe von 1 mm hatte. Es ist deshalb nicht ausgeschlossen, daß bei Belichtungsversuchen ohne Wasserkühlung auch die Wärme der Lichtstrahlen selbst neben der ungleichen Zimmertemperatur mit Ursache der negativen Krümmungen war.

Ähnliche Ergebnisse anderer Versuche, welche gleich diesem mit geänderten Temperaturverhältnissen zusammenzuhängen schienen, führten schließlich zu den vorher besprochenen thermotropischen Versuchen.

Allgemeine Zusammenfassung.

I.

Eine Nachprüfung der Wachstumsmessungen Erreras ergab im wesentlichen dieselben Resultate bezüglich der Entwicklung der Sporangienträger von *Phycomyces nitens*.

Die anfangs noch spitzen Sporangienträger wachsen bei 22 Grad ca. 14 Stunden langsam, bis eine weiße punktförmige Masse im Spitzenteile des Trägers den Beginn der Sporangiumbildung anzeigt. Dieses ist nach ungefähr 4 Stunden zur Kugel angeschwollen. Während der Entwicklung des Sporangiums steht das Wachstum des Trägers still, beginnt aber darnach langsam von neuem, erreicht mit 2—4 mm stündlichem Zuwachs sein Maximum und nimmt darauf wieder etwas rascher ab. Die allerletzten Stunden zeigen nur geringen Zuwachs. Bei den kurzwüchsigen Trägern (3—4 cm), die ich 24—28 Stunden im Thermostaten fortgesetzt beobachtete, dauerte das Wachstum nach der Sporangiumbildung noch ca. 24—36 Stunden an.

Das Wachstum findet ausschließlich im Spitzenteil des Trägers statt, bei Trägern mit Sporangium direkt unter dem Köpfchen.

II.

Die Sporangienträger von *Phycomyces* wachsen nur bei Temperaturen über 0° und unter 34°. Innerhalb dieses Temperaturintervalls verläuft die Wachstumskurve mit allmählichem Anstieg bis zum Optimum und steilem Abfall zum Maximum. Das Minimum liegt bei 0° oder wenig höher, das Optimum bei zirka 28°, das Maximum bei 34°.

Plötzliche Temperaturerhöhung oder Erniedrigung bewirkt ein starkes Sinken bzw. Steigen der Wachstumsgeschwindigkeit nach ca. 15 Minuten. Ein plötzlicher Temperaturwechsel von 10 Grad verursacht innerhalb des Temperaturintervalls von 7—20 Grad eine Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit, welche sich zur anfänglichen etwa verhält wie 1 : 2 oder wie 1 : 3. Die Wachstumsgeschwindigkeit folgt also der van't Hoffschen Temperaturregel.

Träger, welche in hoher Temperatur gewachsen sind, zeigen hinsichtlich ihrer definitiven Länge keinen Unterschied gegenüber solchen, die bei niedriger Temperatur gezogen sind. Nur die Entwicklung ist in der höheren Temperatur eine beschleunigte. Die Wachstumsdauer wird infolgedessen verkürzt.

III.

Einseitige Temperaturerhöhung des Trägers verursachte bei günstigem Gefälle in Temperaturen zwischen 9 und 28 Grad ein Wegkrümmen des Trägers von der Wärmequelle. Positiver Thermotropismus wurde nicht beobachtet.

Die Temperatur von 28 Grad scheint eine Zone der Indifferenz der Sporangienträger zu bedeuten, insofern bei dieser Temperatur positive und negative Krümmungen auftreten. (Merkwürdiges Zusammenfallen mit dem Wachstumsoptimum.)

Hydrotropische Versuche ergaben keine einheitlichen überzeugenden Reaktionen. Vielleicht reagieren die Träger in nächster Nähe der Feuchtigkeit negativ.

Lichtreize werden nur im obersten Teil des Sporangiumträgers in einer Ausdehnung von ca. 2 mm perzipiert. Das Köpfchen scheint weniger empfindlich zu sein. als die Wachstumszone.

Am stärksten wirkt der Reiz direkt unter der Sporangiumbasis in einer Ausdehnung von 1 mm. 2 mm unter der Köpfchenbasis ist die Wirkung bedeutend schwächer, noch weiter unten überhaupt nicht mehr nachweisbar.

Meinem Lehrer, Herrn Professor Dr. Kniep, unter dessen Anleitung vorliegende Untersuchungen im botanischen Institut der Universität Würzburg ausgeführt wurden, danke ich herzlich für seine gütige Unterstützung.

Tabelle 26. **Wärmeversuche mit elektrischer Heizpatrone.**

Datum	Zimmertemperatur	Temperatur 1,5 cm von der Heizpatrone	Entfernung des Trägers von der Heizpatrone	Reaktion (Gradangabe nach Augenmaß)	Beobachtet nach ... Minuten
9. I. 17	16.2°	20,5°	3 cm	— 20°	40
9. I. 17	15°	19,6°	2 „	— 40°	90
10. I. 17	17,4°	20 2°	2 „	— 30°	50
18 II. 17	18.9°	21.9°	2 „	— 20°	75
16. I. 17	17,6°	20 2°	1,5 „	— 45°	50
17. I. 17	18,3°	20.5°	1,5 „	— 20°	60
17. I. 17	18°	20,5°	1,5 „	— 30°	65
10. I 17	17°	21,3°	1 5 „	— 45°	45
6. II. 17	20.3°	21.69°	1,5 „	— 10°	45
6. II. 17	19.9°	21,6°	1.5 „	— 15°	45
18. I. 17	18.5°	20.5°	1,3 „	— 10°	65
18. I. 17	18.5°	21,5°	1,3 „	— 15°	60
3. II. 17	17,9°	19,6° (19,55)	1 „	— 20°	55
3. II. 17	17 9°	19,8° (19.6)	1 „	— 10°	60
3. II. 17	17.9°	20,7° (19.8°)	1 „	— 10°	50
6. II. 17	19,9°	21,6°	0,5 „	— 30°	?
6. II. 17	19.9°	21,6°	0.5 „	— 30°	45
8. II 17	18.9°	21,9°	0,5 „	— 45°	75
6. II. 17	20.3°	23,65°	0,5 „	— 30°	45
6. II. 17	20.3°	23,65°	0,5 „	— 45°	45

Bemerkung: Die Minuszeichen vor den Winkelangaben bedeuten, daß sich die Träger von der Wärmequelle wegkrümmten.

Bei den Versuchen vom 3. II. 17 wurde die Heizung der Patrone mit Beginn der Beobachtung abgestellt — daher die inkonstante Temperatur in drei aufeinander folgenden Versuchen. Die eingeklammerten Ziffern bedeuten die Temperaturhöhe am Ende jedes Versuchs.

Tabelle 27. **Wärmeversuch mit elektrischer Heizpatrone.**
Fortlaufende Beobachtung von 5 Trägern.

Datum	Zimmer-temperatur	Temperatur 6 mm von der Heizpatrone	Entfernung des Trägers von der Heizpatrone	Reaktion mikr. beob.	Zuwachs in Skalenteilen	Beobachtet .... Minuten nach Beginn des Versuchs
	13,9°	26,5°	1,2 cm	— 14°	6,5	15
26. IV. 17	13,9°	26,5°	1,2 „	— 28°	16,5	30
	13,9°	26,5°	1,2 „	— 30°	22,5	41
	14,1°	27°	1,2 cm	— 11,5°	6,7	15
26. IV. 17	14,1°	27°	1,2 „	— 23°	13	30
	14,1°	27°	1,2 „	— 23°	19,5	45
	14,3°	27°	1,2 cm	— 2°	4,5	15
26. IV. 17	14,3°	27°	1,2 „	— 7°	8	30
	14,3°	27°	1,2 „	— 5°	10	45
25. IV. 17	13,3°	26°	1 cm	— 25°	?	15
	13,3°	26°	1 „	— 34°	7	30
	13,3°	26°	6 mm	Beginn der Krümmung		2
25. IV. 17	13,3°	26°	6 „	— 12°	5	12
	13,3°	26°	6 „	— 12°	5	50

Bemerkungen: Der bei Zimmertemperatur von 14,3° beobachtete Träger war bedeutend kürzer (jünger) als die beiden vorhergehenden — daher die schwache Reaktion.

Tabelle 28. **Wärmeversuch mit elektrischer Heizpatrone.**
Fortlaufende Beobachtung eines Trägers 1 cm von der Heizpatrone am 25. IV. 17.

Zimmer-temperatur	Temperatur 6 mm von der Heizpatrone	Reaktion mikrosk. beob.	Zuwachs in Skalenteilen	Beobachtet nach ... Minuten
13,3°	26°	Beginn einer unmeßb. negat. Bewegung	2	3
13,3°	26°	— 3°	4	7
13,3°	26°	— 6°	5	9
13,3°	26°	— 9°	?	12
13,3°	26°	— 11°	6,7	14
13,3°	26°	— 13,5°	7,8	16

Tabelle 29. **Kälteversuch frei im Zimmer ohne Heizpatrone.**
Fortlaufende Beobachtung eines Trägers am 30. IV. 17.

Zimmer-temperatur	Temperatur in der Entfernung des Trägers	Reaktion mikrosk. beob.	Zuwachs in Skalenteilen	Beobachtet nach ... Minuten
14,9°	+ 5°	0°	4	15
14,9°	+ 5°	0°	9,8	30
14,9°	+ 5°	0°	15,5	45

Tabelle 30. **Wärmeversuch mit elektrischem Ofen**
vom 25. XI. 17.

Kultur Nr.	I	II	III
Entfernung vom elektrischen Ofen	6 cm	18 cm	33 cm
Anfangs-temperatur (5^{10})	27,7°	> 23,9° < 27,7°	23,9°
Wirkung um 6 Uhr	negative Krümmungen von zirka 30°, die dem Ofen zugewandte Kulturhälfte gerade	nicht besichtigt	
Temperatur und Wirkung um 6^{30}	33°	> 25,2° < 33°	25,2°
	Sämtliche Kulturen negativ gekrümmt (zirka 30° vom Ofen abgebogen). I. Kultur wie um 6 Uhr nur in der zweiten Hälfte reagiert.		

Bemerkung: Die Heizpatrone wurde erst um 6 Uhr auf „stark" eingestellt.

Bei Kultur II hing kein Thermometer — daher die ungenaue Temperaturangabe.

Anordnung der Thermometer: 6 cm, 33 cm und 88 cm vom Ofen entfernt.

Tabelle 31. **Wärmeversuch mit elektrischem Ofen** vom 26.—27. XI. 17.

Kultur Nr.	I	II	III	IV
Entfernung v. elektr. Ofen	6 cm	7 cm	13 cm	39 cm
26. XI. 17 Anfangstemperatur (10 Uhr)	—	24,9°	22°	< 22° > 16,8°
Temperatur und Wirkung um 12^{10}	> 27,6° kaum negativ	27,6° meist über 90° negativ, nur mehrere dem Ofen näher stehende Träger gerade	23,7° bedeutend schwächer negativ als die Träger der Kultur II	< 23,7° > 18,2° gerade
Temperatur und Wirkung um 3^{20}	> 28° kaum negativ	28° zirka 120° negativ, die dem Ofen näher stehenden Träger posit. (hängend)	24,0° zirka 45° negativ	< 24,0° > 18,3° kaum negativ
Temperatur und Wirkung um 6^{30}	> 28,8° ebenso wie um 3^{20}	28,8°	24,2° 45 — 90° negativ	< 24,2° > 18,5° kaum negativ
27. XI. 17. Temperatur und Wirkung um 10 Uhr	> 29,2°? Träger sämtliche geknickt	29,2° in großen Bogen von zirka 45° vom Ofen abgebogen, die dem Ofen zunächst stehenden Träger geknickt	24,6° zirka 120° negativ	< 24,6° > 19,3° meist etwas negativ, die Träger streben allseitig nach außen.

Bemerkung: Für die Kulturen I und IV sind keine genauen Temperaturangaben verzeichnet, da die in Betracht kommenden Thermometer nicht 6 bezw. 9 cm, sondern 7, 13 und 24 cm vom Ofen entfernt hingen. Kultur I wurde erst 11^{10} aufgestellt.

Tabelle 32. **Zonenbelichtung der Sporangienträger. Köpfchenbelichtung.**

Datum	Länge der Fruchtträger	Entfernung des Objekts vom Lichtspalt	Belichtungsdauer	Reaktion	Temperatur im Dunkelzimmer	Temperatur des Kühlwassers	
13. III. 16	6,5 cm	1 mm	11^{15}—3 Uhr	3 Uhr Träger stark positiv gekrümmt, aber erst nachdem die Wachstumszone belichtet reagiert um 1^{25}	$19,4^0$	keine Kühlung	Entfernung des Lichtpunktes vom Spalt 40 cm, Lichtstärke 76 Kerzen.
13. III. 16	4,3 cm	1 mm	4^{35} — 6^{15}	5 Uhr stark neg. 5^{25} — 6 gerade 6^{15} stark neg	$19,4^0$	keine Kühlung	
14. III. 16	4,2 cm (3^{50} 6,2 cm)	1 mm	10 — 3^{45}	10^{54} 30—40^0 neg. von 12^{54} an ohne Senkung weiter gewachsen. 3^{13} an der Belichtungsstelle posit. Knick.	zirka 19^0	keine Kühlung	
29. XI. 16	3,5 cm	1 cm	9^{30} — 11^{45}	11 Uhr schwach pos. 11^{45} fast 90^0	24^0	$18,5^0$	Entfernung des Lichtpunktes vom Spalt 45 cm, Lichtstärke 250 H-Kerzen.
29. XI. 16	4 cm	?	3^{37} — 6^{50}	5 Uhr schwach positiv am nächsten Morgen verzweigt	$24,0^0$	$18\frac{3}{4}{}^0$	
30. XI. 16	3,7 cm	2 mm	9^{35} — 11^{30}	10^{20} schwach pos. 11 zirka 30^0 positiv	24^0	20^0	
30. XI. 16	4,2 cm (nicht gewachsen)	?	3^{20} — 6^{35}	gerade, nach dem Versuch Beginn einer Verzweigung	24,6	$19,5^0$	
1. XII. 16	4,1 cm	1—2 mm	9^{50} — 1^{35}	10^{15} zirk. 15^0 pos. 10^{55} 55—60^0 pos.	$23,8^0$	$18,5^0$	
1. XII. 16	4,5 cm	1—2 mm	3 — 4^{25}	3^{38} schwach pos. 4^{25} zirk. 50^0 pos.	$22,3^0$	?	

Tabelle 33. **Zonenbelichtung unterhalb des Köpfchens.**

Datum	Länge der Fruchtträger	Entfernung des Objekts vom Lichtspalt	Belichtungsdauer	Reaktion	Temperatur im Dunkelzimmer	Temperatur des Kühlwassers
Belichtet bis 1 mm unter der Köpfchenbasis.						
2. XII. 16	4,7 cm	1—2 mm	9^{30} — 10^{43}	10^{7} 15° positiv 10^{13} 50° „	22°	17,5°
2. XII. 16	4,1 cm	1—2 mm	10^{54} — 11^{45}	11^{15} 10° positiv 11^{45} 45° „	22,2°	19,9°
Belichtet bis 2 mm unter der Köpfchenbasis.						
.	4,1 cm	1—2 mm	9^{55} — 11^{7}	10^{24} 10° positiv 11^{7} 40–45° pos.	23,5°	18,9°
4. XII. 16	5 cm	5 mm	3^{17} — 4^{30}	4 Uhr 10° pos. 4^{8} 20° positiv 4^{30} 20° „	20,3°	18°
4. XII. 16	5 cm	1—2 mm	4^{37} — 5^{45}	gerade, aber dem Lichtspalt genähert	20,5°	18,3°
4. XII. 16	4,4 cm	1—2 mm	5^{55} — 7	6^{18} positiv? 7 gerade	20,5°	18,6°

Entfernung des Lichtpunktes vom Spalt 45 cm, Lichtstärke 250 H-Kerzen.

Bemerkung: In den Versuchen mit Belichtung bis 2 mm unter der Köpfchenbasis wird die Reaktion also schon bedeutend schwächer.

Tabelle 33. **Zonenbelichtung unterhalb des Köpfchens.**

Datum	Länge der Fruchtträger	Entfernung des Objekts vom Lichtspalt	Belichtungsdauer	Reaktion	Temperatur im Dunkelzimmer	Temperatur des Kühlwassers
Belichtet 2 mm unter der Köpfchenbasis.						
7. XII. 16	3,6 cm	1 cm	10^{33} — 11^{45}	11^{15} 15—20° pos. aber etwas seitlich gedreht	21,2°	?
7. XII. 16	3,7 cm	3—4 mm	3^{25} — 4^{55}	4 Uhr zirka 15° positiv 4^{55} zirka 30° positiv	21,6°	17°
7. XII. 16	3,6 cm	—	5 — 6^{30}	6^{8} zirka 10° positiv, am nächsten Morgen verzweigt	21,8°	17°
Belichtet 3 mm unter der Köpfchenbasis.						
8. XII. 16	3,9 cm	3—4 mm	10^{25} — 12^{10}	11 Uhr stark seitlich gekrümmt	20,7°	17,5°
8. XII. 16	4,7 cm	3—4 mm	3^{23} — 5^{32}	4 Uhr negativ 5^{32} positiv	21,1°	18,7°
9. XII. 16	3,7 cm	3—4 mm	9^{42} — 11^{30}	10^{38} seitlich gekrümmt, später gegen den Spalt gekrümmt	20,5°	17,5°
11. XII. 16	3,6 cm	1 cm	9^{55} — 11^{23}	10^{12} negativ 11^{23} seitlich gekrümmt	20°	17,3°

Entfernung des Lichtpunktes vom Träger 45 cm, Lichtstärke 250 H-Kerzen.

Bemerkung: Die Krümmungen bei Belichtung 3 mm unter der Köpfchenbasis sind offenbar keine Lichtreaktionen mehr. (Neigung zu negativer und seitlicher Krümmung.)

Literatur.

Blaauw, Licht und Wachstum. (Zeitschr. f. Botanik. 1914.)

— Perzeption des Lichtes. (Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais. 1908.)

Blackman, Optima and limiting Factors. (Ann. of Botany. Vol. XIX. 1905.)

Blakeslee, Sexual Reproduction in the Mucorineae. (Proceed. Amer. Acad. of Arts a Sciences. Vol. X. 1904.)

Carnoy, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Champignons. (Bull. Soc. Roy. de Botani. de Belgique. 1870.)

Errera, Die große Wachstumsperiode bei den Fruchtträgern von Phycomyces. (Botan. Zeitg. 1884.)

Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.

Kanitz, Temperatur und Lebensvorgänge. Berlin 1915.

Noack, Die Bedeutung der schiefen Lichtrichtung für die Helioperzeption parallel otroper Organe. (Zeitschr. f. Botanik. 1914.)

Oltmanns, Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. (Flora. 1892.)

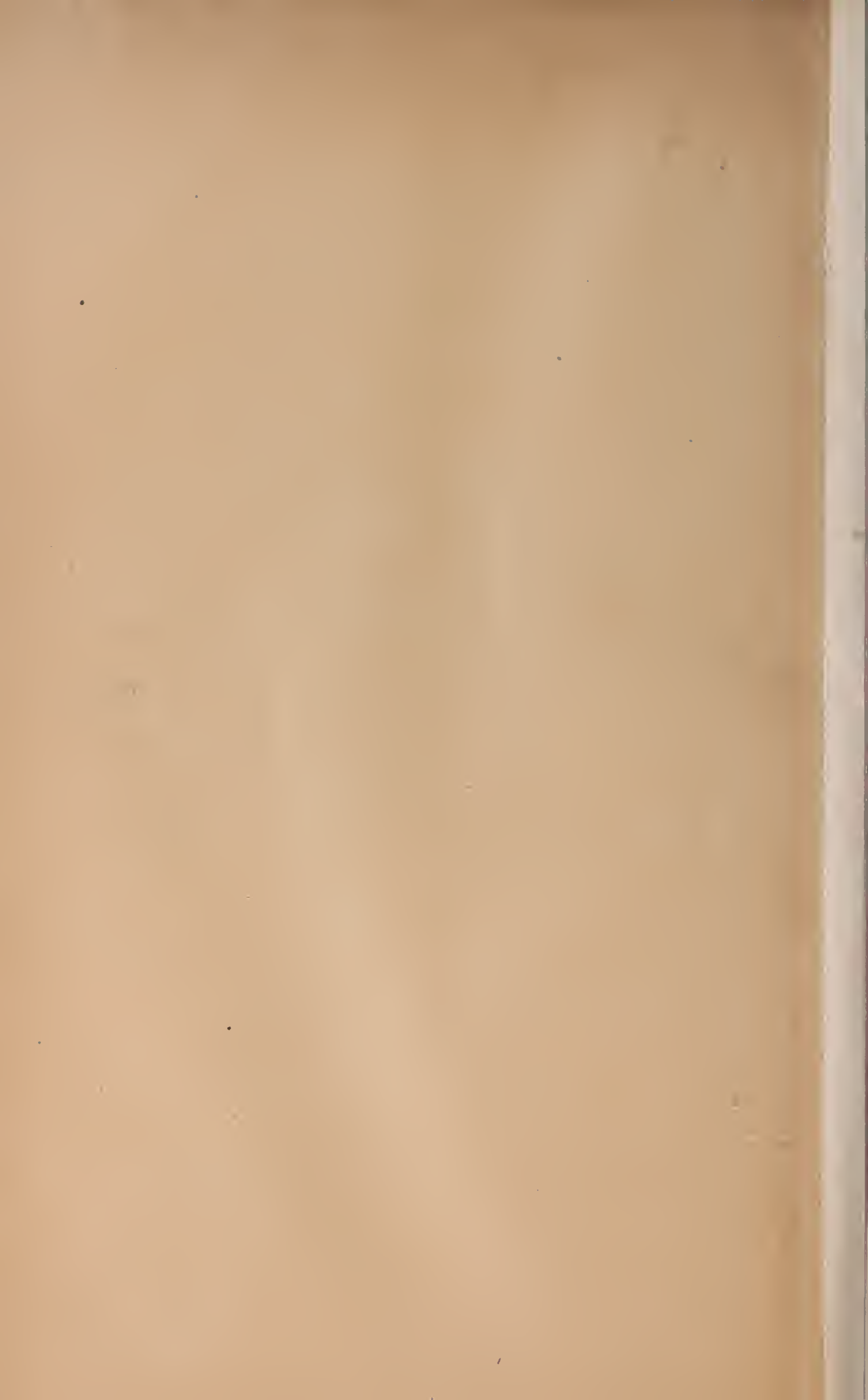
Steyer, K., Reizkrümmungen bei Phycomyces nitens. 1901.

Talma, Het Verband tusschen de Temperatuuren den Lengtegroei van Wortels van Lepidium sativum. Utrecht 1917.

Vogt, Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. (Zeitschr. f. Botanik. 1915.)

Wortmann, Über den Einfluß der strahlenden Wärme auf wachsende Pflanzenteile. (Botan. Zeitg. 1883.)

— Über den Thermotropismus der Wurzeln. (Botan. Zeitg. 1885.)



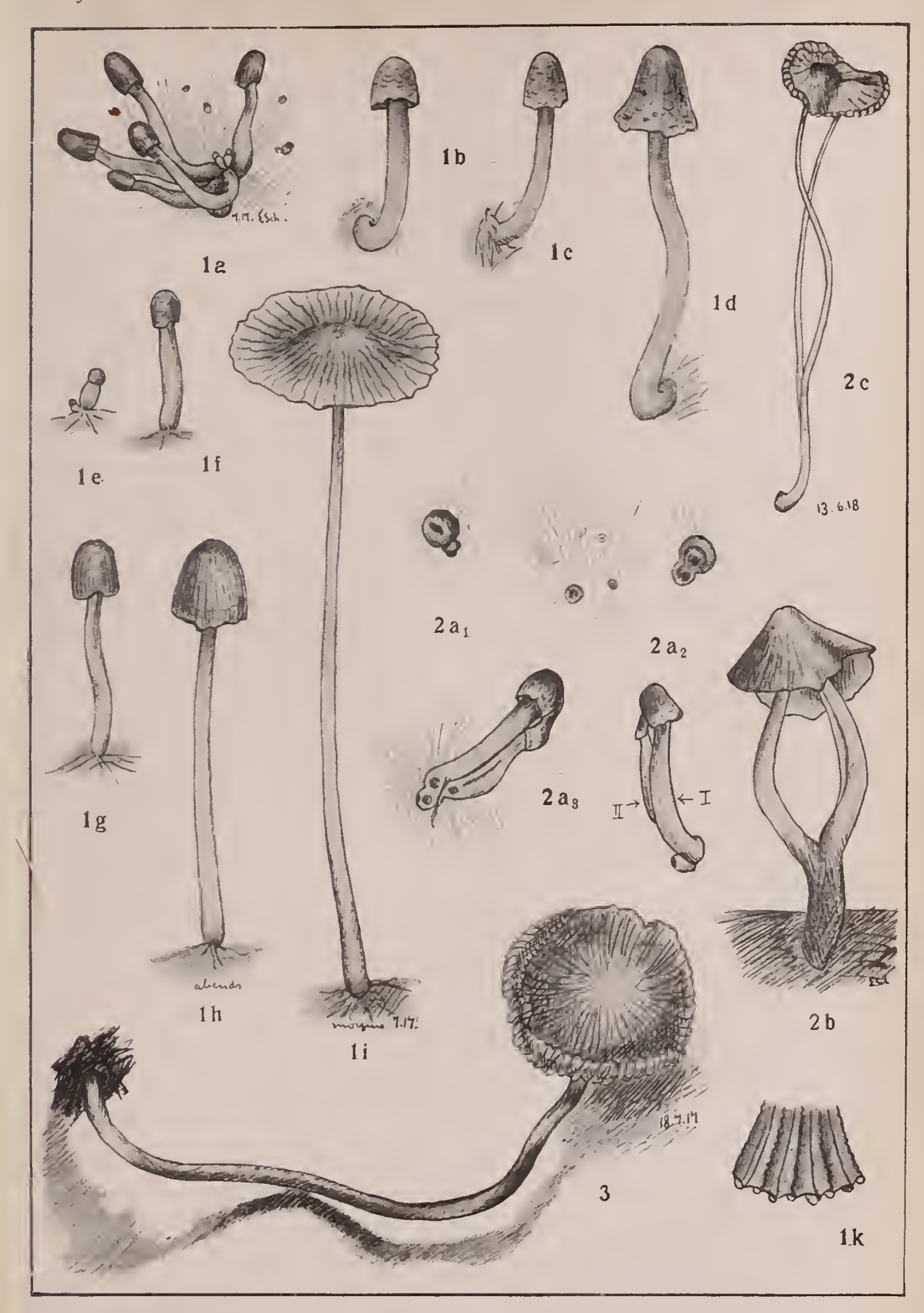


Fig. 1 a—k *Bolbitius fragilis.* Fig. 2 a—c *Bolbitius fragilis.* Fig. 3 *Bolbitius fragilis.*

(Autotypie F. Haußmann, Darmstadt.)

Erna Schenck. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*



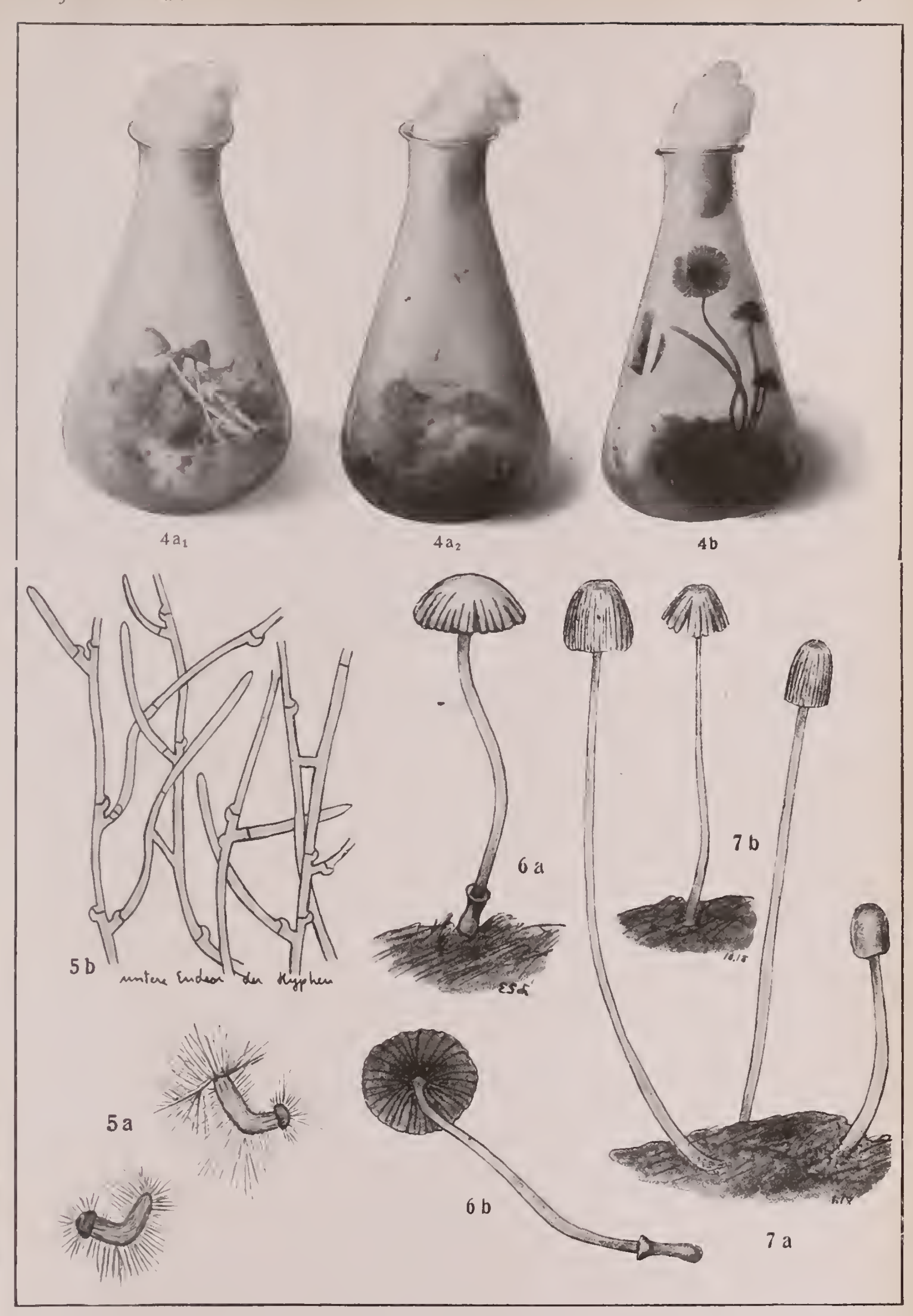


Fig. 4a—b *Bolbitius fragilis*. Fig. 5a—b *Bolbitius fragilis*. Fig. 6a—b *Coprinus Hendersonii*. Fig. 7a—b *Bolbitius titubans*.

(Autotypie F. Haußmann, Darmstadt.)

Erna Schenck. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*



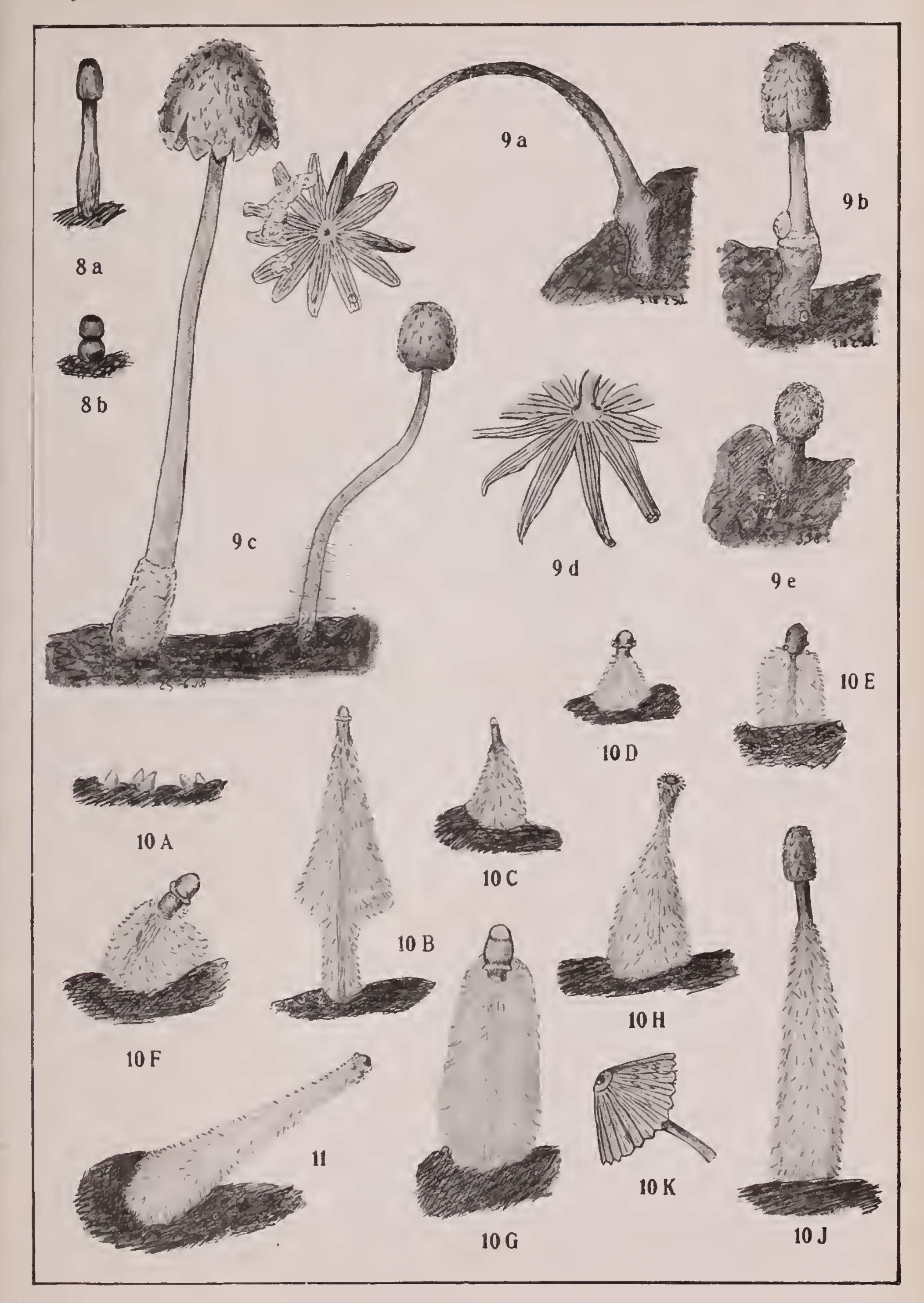


Fig. 8 a—b *Bolbitius titubans.* Fig. 9 a—e *Coprinus narcoticus.* Fig. 10 A—K *Coprinus narcoticus.*
Fig. 11 *Coprinus narcoticus.*
(Autotypie F. Haußmann, Darmstadt.)

Erna Schenck. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*



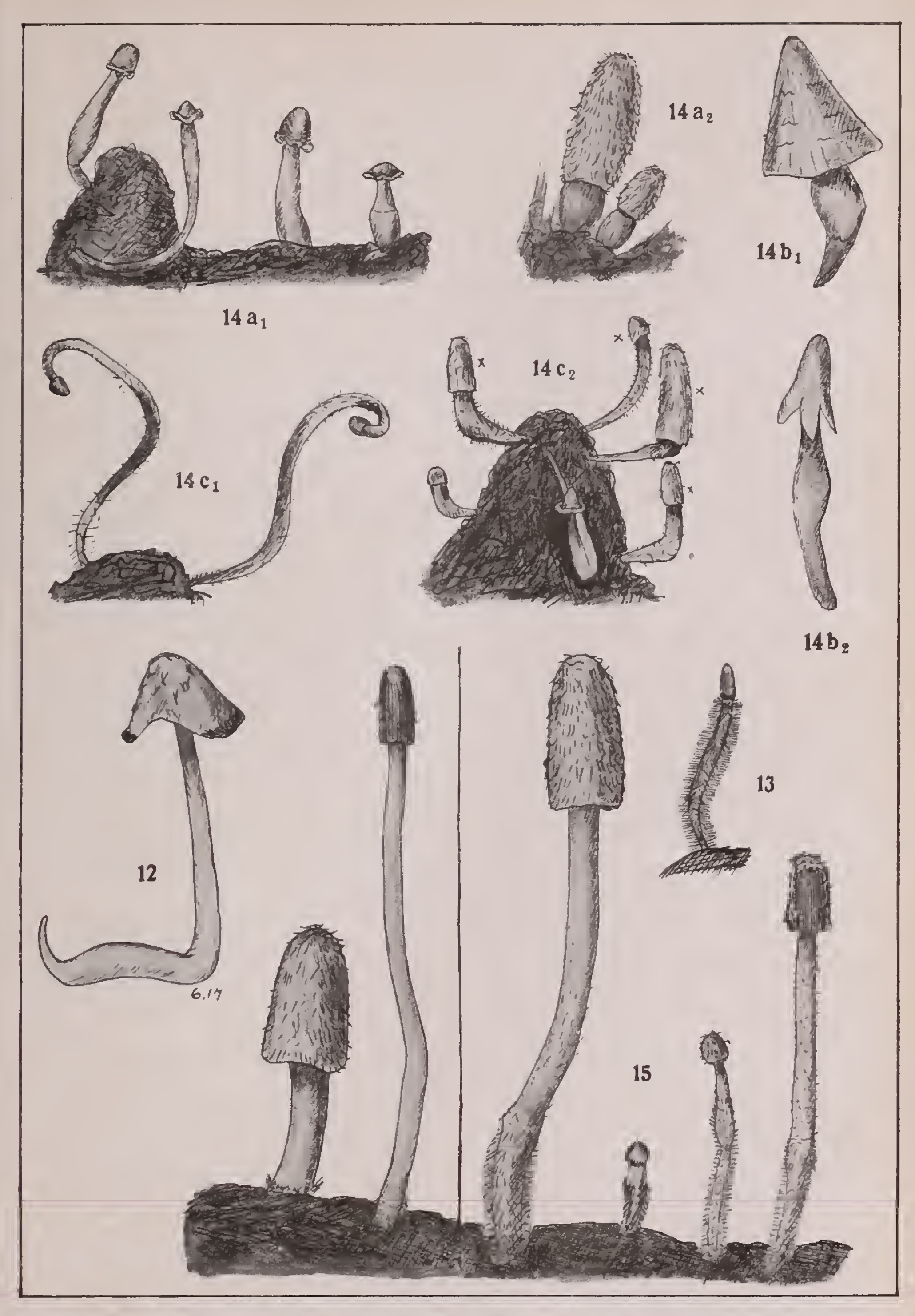


Fig. 12 *Coprinus lagopus* I. Fig. 13 *Coprinus lagopus* I. Fig. 14 a$_1$—c$_2$ *Coprinus lagopus* I.
Fig. 15 *Coprinus lagopus* II.

(Autotypie F. Haußmann, Darmstadt.)

Erna Schenck. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*



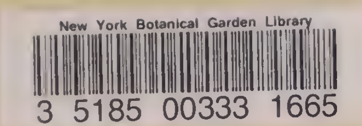
Druck von C. Heinrich, Dresden-N.



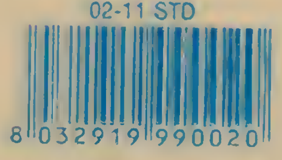









CoLibrì
COVER SYSTEM ®


8 032919 990020

